

**RAPPORT FINAL 90-91**  
**DE LA SUBVENTION DE RECHERCHE POUR L'ANNÉE 90-91,**  
**SERVICE DE LA RECHERCHE ET DÉVELOPPEMENT,**  
**MINISTÈRE DES FORÊTS DU QUÉBEC**

**Titre du projet:**

Le gauchissement de la tige de l'épinette noire en production en récipients: rôle de l'éthylène.

**Titulaire du projet:**

Daniel LORD  
Département des Sciences fondamentales  
Université du Québec à Chicoutimi

  
\_\_\_\_\_  
DANIEL LORD, professeur  
Université du Québec à Chicoutimi

Chicoutimi, le 15 juin 1991

\_\_\_\_\_  
GILLES FRISQUE, directeur  
Centre multirégional de recherche en foresterie

Québec, le 15 juin 1991

**PROJET:** R83213

**LE GAUCHISSEMENT DE LA TIGE DE L'ÉPINETTE NOIRE EN  
PRODUCTION EN RÉCIPIENTS: RÔLE DE L'ÉTHYLÈNE**

**TYPE D'ACTIVITÉS SCIENTIFIQUES ET TECHNIQUES:**

Recherche appliquée.

**TITULAIRE DU PROJET:**

Daniel Lord, Ph.D.  
Groupe de Recherche en Productivité Végétale  
Département des Sciences fondamentales  
Université du Québec à Chicoutimi  
Chicoutimi G7H 2B1

**COLLABORATEURS:**

Dr. Gilles Frisque, Centre multirégional de recherche en foresterie, UQ;  
Centre de traitement des semences du MFO;  
Dr. Charles-Gilles Langlois, service de la recherche et du développement, MFO,  
Québec;  
M. Stéphane Mercier, service de la recherche et du développement, MFO, Québec;  
Coopératives forestières de Ferland-Boilleau et de Girardville.

**LIEU:**

Région 02, Saguenay-Lac St-Jean. Chicoutimi.

**BUT DU PROJET:**

Le but général du projet est de parfaire nos connaissances sur le problème du gauchissement de la tige de l'épinette noire. Son but spécifique est d'étudier la relation entre l'éthylène et le gauchissement de la tige de l'épinette noire. L'interaction entre la présence de cette substance de croissance dans l'abri et son effet sur la croissance et le développement des plants cultivés en récipients, qu'ils soient gauchis ou non, sera aussi étudiée par la même occasion, les expériences se faisant sur de grandes populations de plants qui ne gauchissent jamais à 100% (en fait, le pourcentage de gauchissement dépasse rarement le 20%, ce qui représente tout de même une quantité appréciable de plants!).

La partie de projet soumise au MFO depuis 1989-90 comprend trois étapes distinctes:

Partie I: Caractérisation précise du gauchissement (partie subventionnée par le CRSNG).

Partie II: Retarder la croissance en longueur de la tige pour réduire l'importance du gauchissement (partie subventionnée par le CRSNG et le MFO).

Partie III: Interaction gauchissement-éthylène (partie subventionnée par le CRSNG et le MFO).

## RÉALISATIONS 1990-91.

### PARTIE I: CARACTÉRISATION PRÉCISE DU GAUCHISSEMENT.

#### Objectif visé.

La conduite des diverses expériences menées depuis trois ans nous a démontré que plusieurs patrons de gauchissement existaient dans une même population de plants. L'identification des patrons les plus fréquents a débuté en automne 1987 lors d'une expérience au cours de laquelle 320 plants étaient suivis quotidiennement et individuellement. Les résultats confirment que plus un plant gauchit à un moment donné de sa croissance, moins il montrera de capacité à se redresser totalement. De plus, un plant montrant à un moment donné ou l'autre un angle de la tige de plus 90° ne se redressera pas assez pour donner un plant relativement droit répondant aux critères de qualité actuellement en vigueur au Québec.

Cependant, cette expérience de caractérisation du gauchissement s'est déroulée dans des conditions difficiles de croissance et de développement pour des plants d'épinette noire cultivés en récipients en serres, ce qui était voulu car nous voulions des forts taux de gauchissement pour cette expérience. Les faibles conditions de lumière naturelle et l'humidité relative élevée qui prévalent lors de la saison automnale québécoise ne sont pas idéales pour la croissance des végétaux. Il est donc plausible de croire que, dans le cas d'une production de printemps ou d'été, la plus grande disponibilité de lumière naturelle et les meilleures conditions d'humidité dans la serre lorsque les plants cherchent à se redresser pourraient aider ces derniers à combattre plus facilement une courbure extrême. Le potentiel accru de fixation de carbone et de lignification laisse croire à ce résultat.

L'objectif de la première partie était donc de poursuivre notre travail de caractérisation du gauchissement de la tige de l'épinette noire. Pour ce faire, nous avons réalisé une production hiver 1989 et recueilli et analysé des résultats jusqu'au printemps 1991. La méthodologie expérimentale, déjà expliqué en détails dans des rapports précédents, peut se résumer de la façon suivante.

#### Résumé de la méthodologie

Les serres sont de type individuel en forme de tunnel et sont orientées est-ouest dans le sens de la longueur. Une allée centrale sépare donc les plate-bandes NORD des plate-bandes SUD. Lors de l'expérience d'automne 1987, les sources de lumière artificielle étaient des lampes HPS 400 W suspendues deux à deux au-dessus de l'allée centrale de la serre. Les parcelles à forte intensité lumineuse recevaient 3 500 lux en moyenne (50  $\mu\text{mole}$  de lumière  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), alors que les parcelles à basse intensité lumineuse recevaient environ 200 lux (3  $\mu\text{mole}$   $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Chaque parcelle était divisée en deux sous parcelles, l'une du côté SUD et l'autre du côté NORD de l'allée centrale.

Lors de la seconde expérience, les parcelles étaient toutes placées au sud de l'allée centrale de la serre et l'éclairage artificiel de basse intensité (200 lux ou 3  $\mu\text{mole}$   $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) était fourni par des tubes fluorescents 40 W de type cool-white placés directement au dessus des semis.

160 semis ont été suivis à toutes les 48 ou 72 heures lors de la première expérience, ce nombre étant de 240 lors de la seconde. Le type, l'angle et l'orientation du ou des défauts retrouvés sur la tige de chacun de semis étaient mesurés à chaque fois.

### Résultats

La compilation de tous les mouvements qui ont été observés sur les 240 semis suivis lors de l'expérience hiver-printemps 1989 est donnée au tableau 1. La majorité des mouvements de gauchissement sur un semis et sur une population de semis sont de faible amplitude. C'est une sommation de mouvements de faible amplitude qui amène un semis à gauchir. 66.4% de tous les mouvements n'atteignent même pas 15° d'angle, alors que 91.2% de ces mouvements ont moins de 30°. De plus, les mouvements de détériorations ont une amplitude plus grande que les mouvements de corrections. L'angle moyen des mouvements de détérioration est de 16.24°, alors qu'il diminue à 11.8° pour les mouvements de correction.

TABLEAU 1: Répartition des mouvements des semis par catégories et par classes d'amplitudes.

| Amplitude | Mouvements     |      |             |      |        |       |
|-----------|----------------|------|-------------|------|--------|-------|
|           | Détériorations |      | Corrections |      | Total  |       |
|           | Number         | %    | Number      | %    | Number | %     |
| 0-15°     | 1199           | 28.8 | 1561        | 37.6 | 2760   | 66.4  |
| 15-30°    | 680            | 16.4 | 350         | 8.4  | 1030   | 24.8  |
| 30-45°    | 222            | 5.3  | 66          | 1.6  | 288    | 6.9   |
| 45° +     | 42             | 1.0  | 34          | 0.8  | 76     | 1.8   |
| Total     | 2143           | 51.6 | 2011        | 48.4 | 4154   | 100.0 |

Il existe une relation directe entre l'angle maximal de gauchissement atteint par un semis à un moment ou l'autre de sa période de croissance et le risque qu'il a de présenter un défaut important en fin de production. Les résultats de l'expérience automne 1987-hiver 1988 présentés dans le tableau 2 illustrent cette affirmation. Aucun des 12 semis ayant atteint un angle maximal de 120° ou plus durant la saison de croissance n'a réussi à se redresser suffisamment pour qu'il n'y ait plus de défaut apparent à la 189e journée de production. Sur les 12 semis qui ont atteint cet angle, seulement un a réussi à se redresser sous les 60°. Des 68 semis sur 160 ne montrant plus aucun défaut lors de cette dernière journée de mesure, deux semis seulement avaient atteint les 90° à un moment donné ou l'autre de la saison de croissance. D'autre part, près de 80% des semis qui n'ont pas dépassé les 30° d'angle maximum ont terminé la saison sous le seuil critique des 15°, cette proportion étant d'environ 44, 48, 26, 6 et 0% respectivement pour les intervalles d'angle maximum de 30-45°, 45-60°, 60-90°, 90-120° et >120°.

TABLEAU 2: Nombre de semis qui, sur un total de 160, ont terminé avec un angle final donné, tel qu'observé à la 189<sup>e</sup> journée après le semis, tout en ayant atteint un angle maximum donné à un moment ou l'autre de la saison de croissance.

| ANGLE<br>FINAL (°) | ANGLE MAXIMUM (°) |       |       |       |       |        |      | TOTAL |
|--------------------|-------------------|-------|-------|-------|-------|--------|------|-------|
|                    | 0-15              | 15-30 | 30-45 | 45-60 | 60-90 | 90-120 | >120 |       |
| 0-15               | 16                | 19    | 12    | 13    | 6     | 2      | 0    | 68    |
| 15-30              |                   | 5     | 7     | 1     | 3     | 4      | 0    | 20    |
| 30-45              |                   |       | 8     | 7     | 5     | 3      | 1    | 24    |
| 45-60              |                   |       |       | 6     | 5     | 8      | 0    | 19    |
| 60-90              |                   |       |       |       | 4     | 6      | 3    | 13    |
| 90-120             |                   |       |       |       |       | 8      | 3    | 11    |
| >120               |                   |       |       |       |       |        | 5    | 5     |
| Total              | 16                | 24    | 27    | 27    | 23    | 31     | 12   | 160   |

Une relation entre l'orientation des mouvements et la position des sources lumineuses de forte intensité a aussi été observée durant nos travaux. Ceci est illustré par les figures 1 et 2 qui représentent l'addition vectorielle de tous les défauts de tous les semis suivis dans chacune des deux expériences, le système de coordonnées correspondant au quatres points cardinaux. Une population de semis a donc plus tendance à gauchir en direction de la source lumineuse dominante, celle-ci pouvant être naturelle (soleil) (figure 2) ou artificielle (figure 1). Dans ce dernier cas, l'éclairage d'appoint doit être plus intense que le seul éclairage utilisé pour empêcher l'entrée en dormance des semis. L'analyse par addition vectorielle des quatre combinaisons de traitement de lumière de l'expérience automne 1987-hiver 1988 représentées dans la figure 1 démontre clairement que les défauts des semis sont préférentiellement orientés du côté de la source de lumière dominante. La figure 2 représente la même addition vectorielle qui a été faite, cette fois-ci, pour les 3 répétitions de l'expérience hiver-printemps 1989. Les résultats confirment que, pour des semis soumis à un éclairage artificiel de basse intensité et placés du côté sud d'une serre, les semis gauchissent principalement vers le soleil, c'est-à-dire vers la source de lumière la plus intense. L'hypothèse que le phototropisme aurait donc un rôle important à jouer dans ce mouvement en continu de faible amplitude qui résulte quelquefois en une verse, ce qui force le semis à se redresser et à développer un défaut permanent à la tige au fur et à mesure que celle-ci se lignifie, est donc à considérer en tout premier lieu.

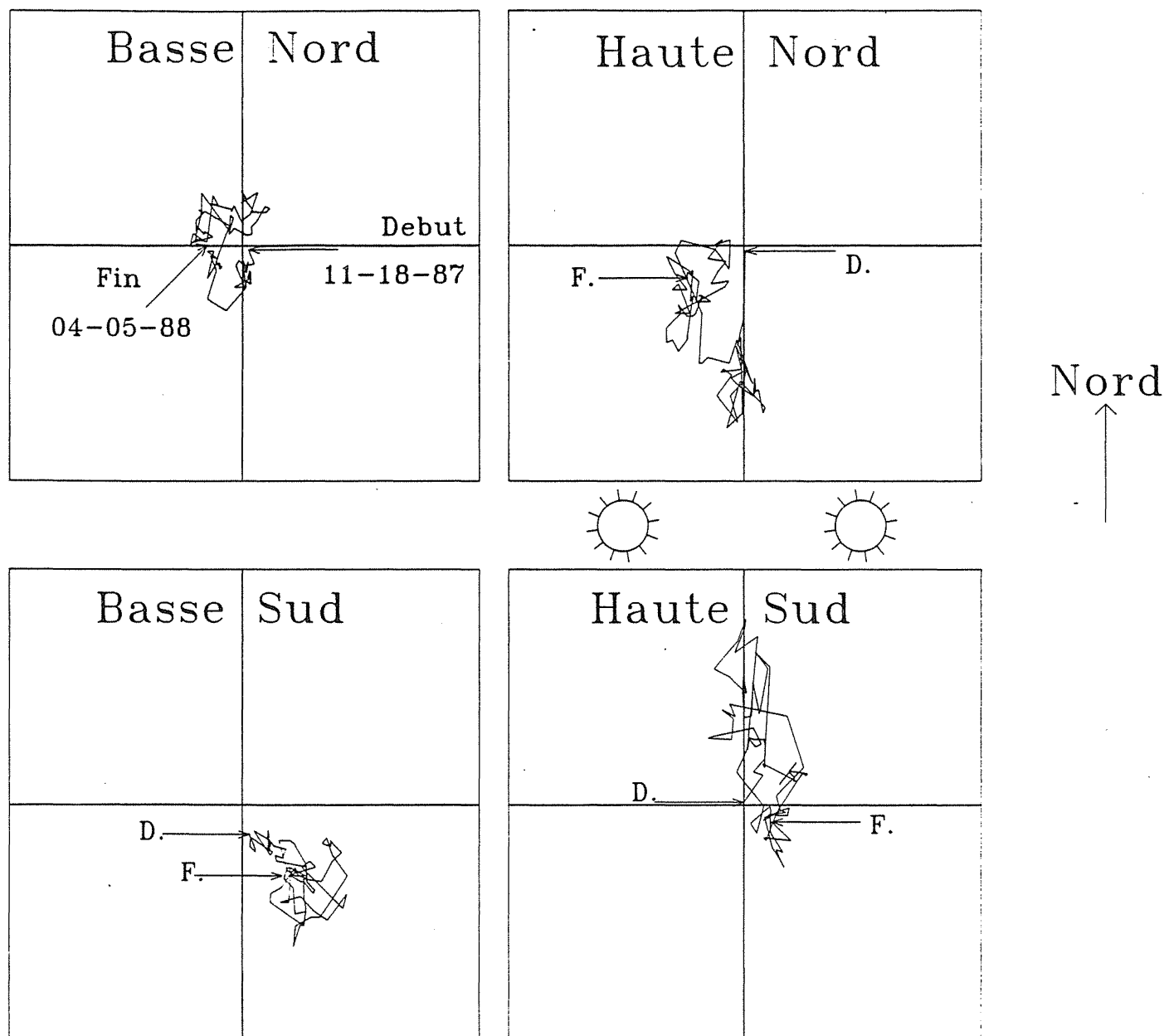


Figure 1: Évolution de l'addition vectorielle de tous les défauts de semis d'épinette noire échantillonnés dans quatre parcelles se différenciant par les combinaisons de traitements intensité lumineuse-position dans la serre caractérisant chacune d'entre elles. L'addition est établie selon un système de coordonnées correspondant aux quatre points cardinaux. Le point "Début" représente l'addition vectorielle pour le premier jour de lecture; un segment de droite relie ce dernier au deuxième point qui représente l'addition vectorielle pour le deuxième jour de lecture, et ainsi de suite jusqu'au dernier jour de lecture identifié "Fin".

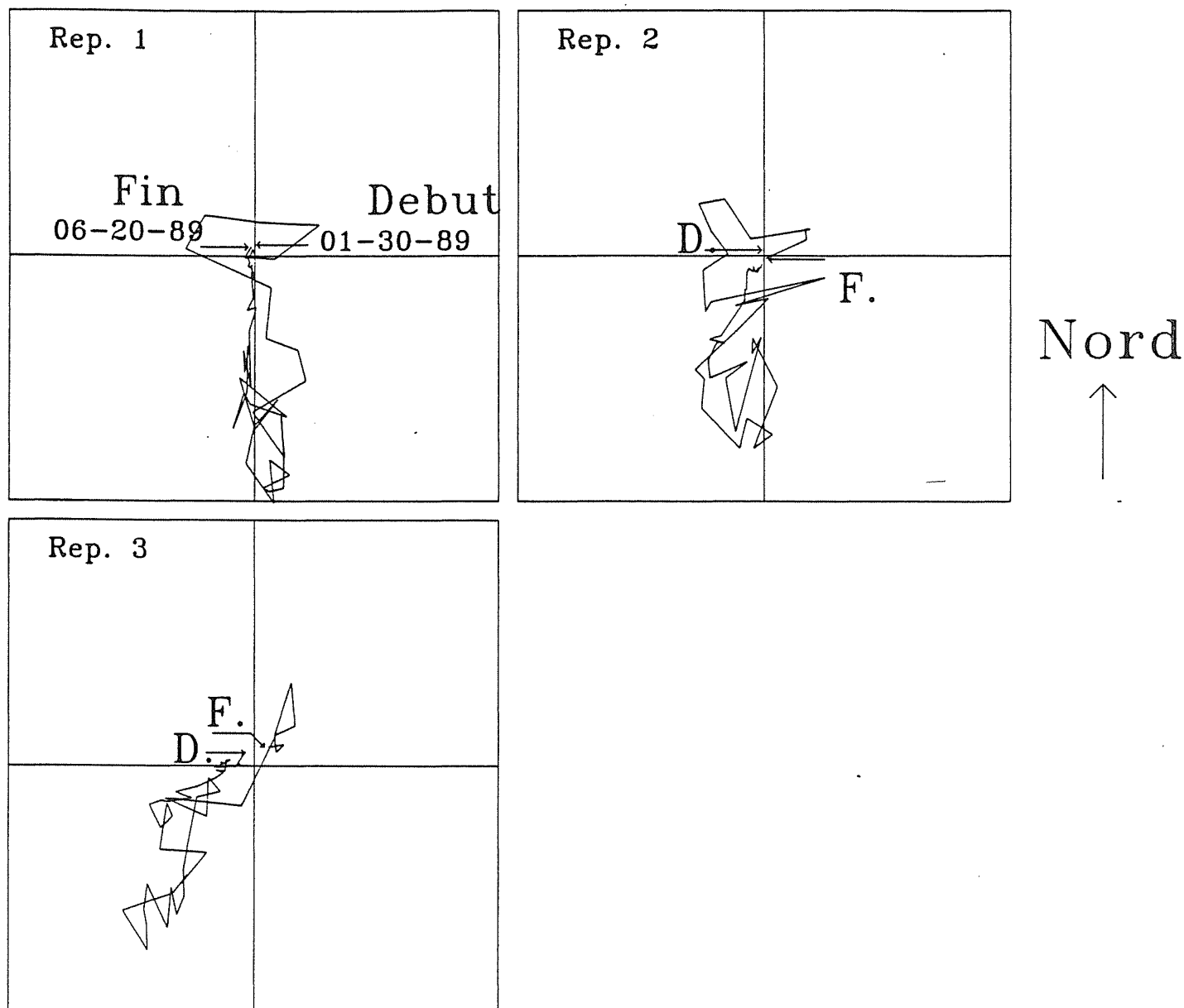


Figure 2: Évolution de l'addition vectorielle de tous les défauts de semis d'épinette noire échantillonnés dans trois parcelles-répétitions. L'addition est établie selon un système de coordonnées correspondant aux quatre points cardinaux. Le point "Début" représente l'addition vectorielle pour le premier jour de lecture; un segment de droite relie ce dernier au deuxième point qui représente l'addition vectorielle pour le deuxième jour de lecture, et ainsi de suite jusqu'au dernier jour de lecture identifié "Fin".

Les résultats préliminaires rapportés en 1990 ont donc tous été confirmés par des analyses plus fines:

- 1) La majorité des mouvements de gauchissement sur un plant et sur une population de plants sont de faible amplitude. C'est une sommation de mouvement de faible amplitude qui amène un plant à gauchir.
- 2) Les rayons de courbure de la majorité des défauts varient entre 1 et 3 cm, les rayons plus étroits et aigus étant très rares. La faiblesse de la tige n'est donc pas localisée en un point précis, mais est répartie sur une certaine longueur de la tige.
- 3) Les défauts de plus grande amplitude se retrouvent beaucoup plus à la tête qu'ailleurs sur la tige.
- 4) Les plants présentant un défaut dépassant un angle de 90° ne se corrigent pratiquement pas, ces plants étant presque assurément déclassés en fin de production.
- 5) De la germination à l'entrée en dormance des plants, les dimensions morphologiques des plants gauchis sont semblables aux plants non-gauchis. Quelques plants gauchis vont se différencier par la suite.
- 6) La direction et l'intensité des sources lumineuses influencent l'orientation du gauchissement. Une population de plants a plus tendance à gauchir en direction de la source lumineuse dominante, celle-ci pouvant être naturelle (soleil) ou artificielle (éclairage d'appoint plus fort que le seul éclairage utilisé pour empêcher l'entrée en dormance des plants).

Les données de deux expériences conduites à l'automne 1987 et à l'hiver 1989 sur le gauchissement de la tige d'épinette noire cultivé en serre nous indiquent donc que les semis d'épinette noire ont tendance à courber en direction de la source lumineuse dominante, qu'elle soit naturelle (le soleil) ou artificielle (Lord *et al.*, 1990; Margolis et Lord, 1990). La majorité des mouvements qui accompagnent le gauchissement sont de faible amplitude. De plus, les mouvements accentuant la courbure sont de plus grande amplitude que les mouvements de correction. La sommation de ces petits mouvements peut, dans les cas extrêmes, résulter en une verse du semis. Par conséquent, il nous apparaît que le phototropisme joue un rôle important dans le gauchissement des semis cultivés en serre. Cependant, le géotropisme, un taux élevé d'humidité et la charge imposée par les gouttelettes d'eau se déposant sur les plants sont autant de facteurs qui peuvent venir interférer avec l'effet phototropique prédominant.

Durant l'année 1990-91, nous avons aussi investi beaucoup d'efforts dans le traitement des banques de données créées afin de trouver une façon originale de bien visualiser l'évolution du mouvement de la tige d'un semis pris individuellement. L'analyse temporelle individuelle des mouvements de la tige n'est pas quelque chose de facile à illustrer pour diffusion de l'information. Après plusieurs essais, nous avons choisi le modèle présenté à la figure 3 pour illustrer les mouvements de la tige d'un seul semis dans le temps. Il s'agit de représentations tridimensionnelles d'un même semis d'épinette noire à différents moments de sa croissance. Les parallélogrammes dans lesquels sont dessinées des ellipses sont en fait des surfaces carrées et des cercles qui sont observés à partir d'un axe de vision situé à 10° au dessus de l'horizontale et à 20° à droite de l'axe Nord-Sud. Les surfaces carrées de 9 cm de côté et les cercles de 4 et 8 cm de diamètre constituent des repères qui permettent de visualiser la position en trois dimensions de chacun des segments de 1 cm de la tige d'un semis. Quand cela est nécessaire, il y a plusieurs repères espacés verticalement de 5 cm.



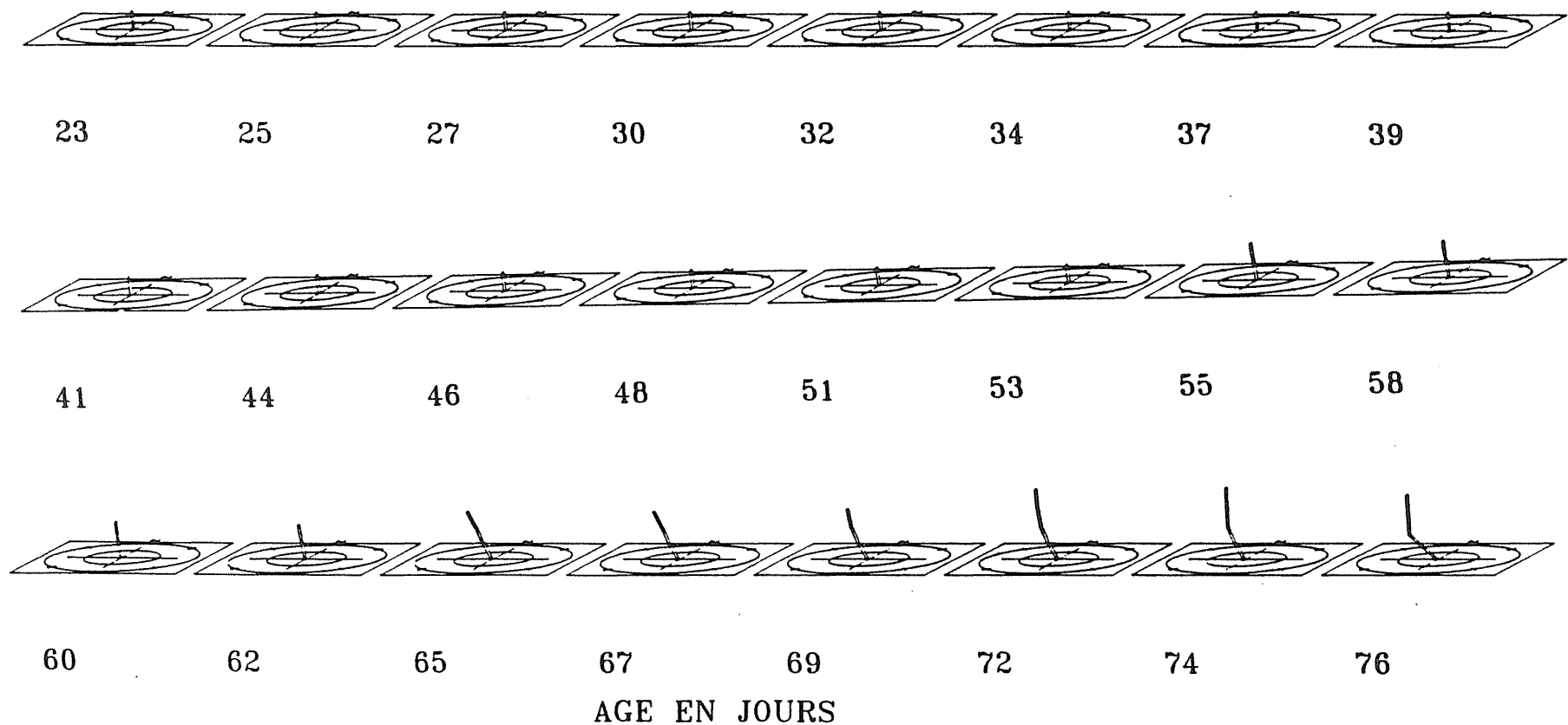


Figure 3: Évolution de la position de la tige d'un semis par rapport à son axe d'origine. Chaque segment du semis équivaut à 1 cm, alors que les côtés du repère tridimensionnel valent 9 cm. Les rayons des deux cercles concentriques sont de 2 et 4 cm, respectivement. Un repère est placé verticalement à tous les 5 cm.

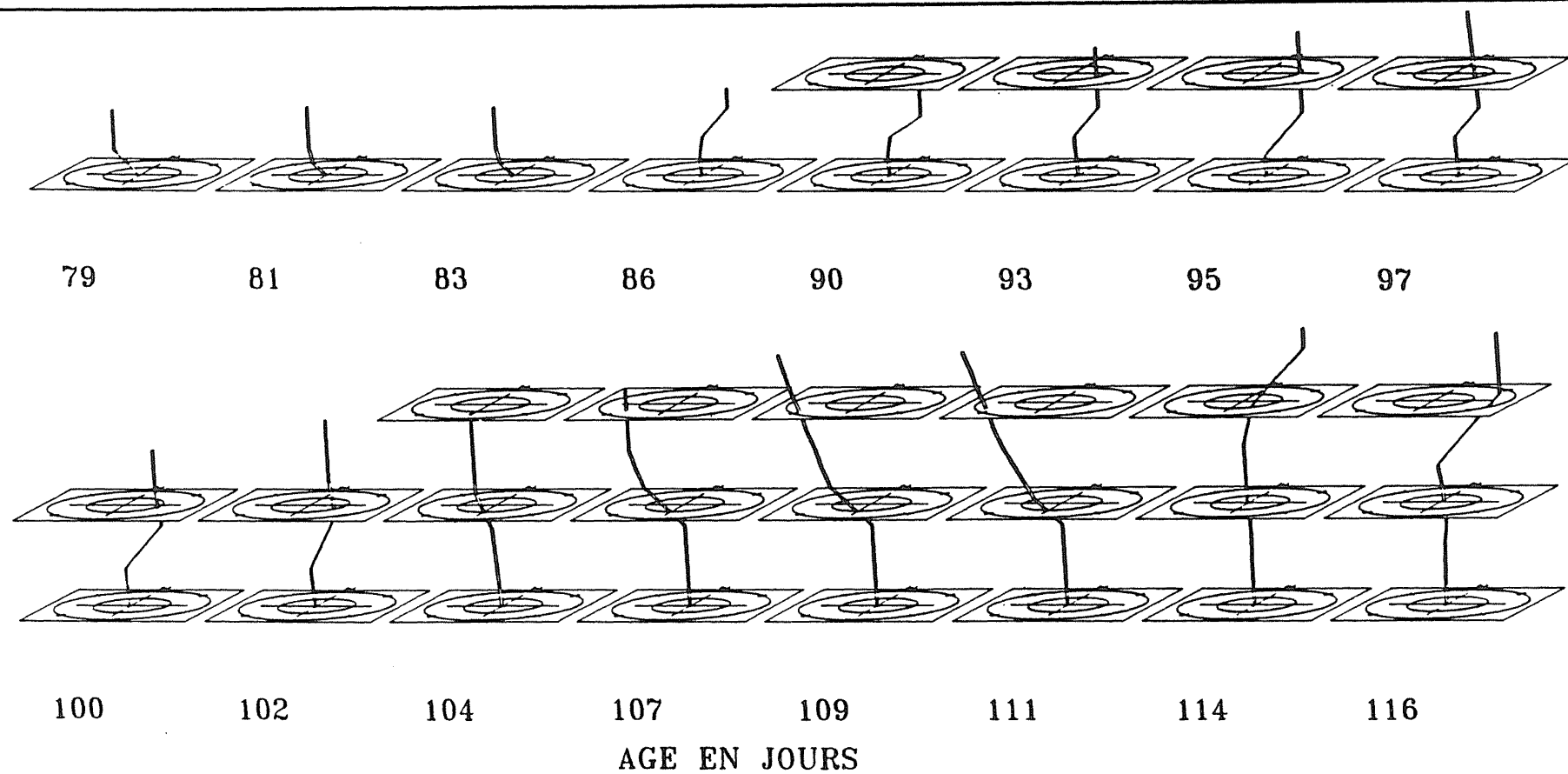


Figure 3: (suite-1)

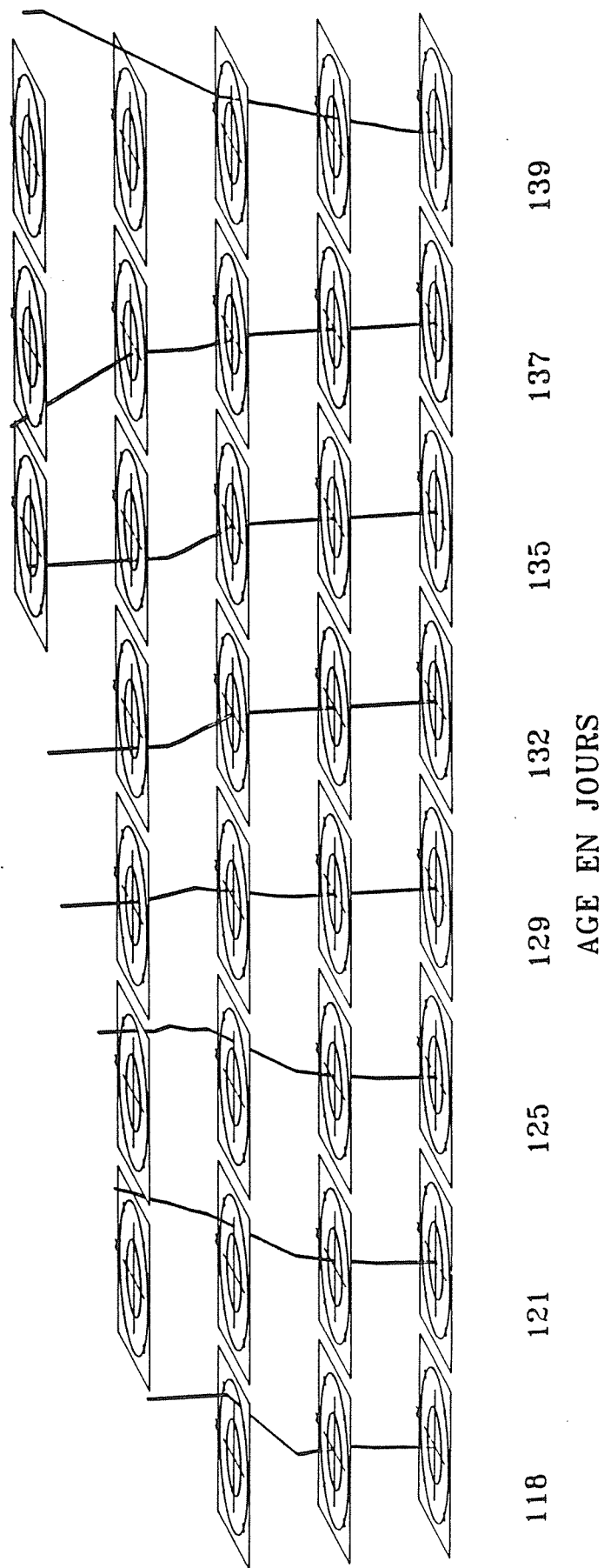
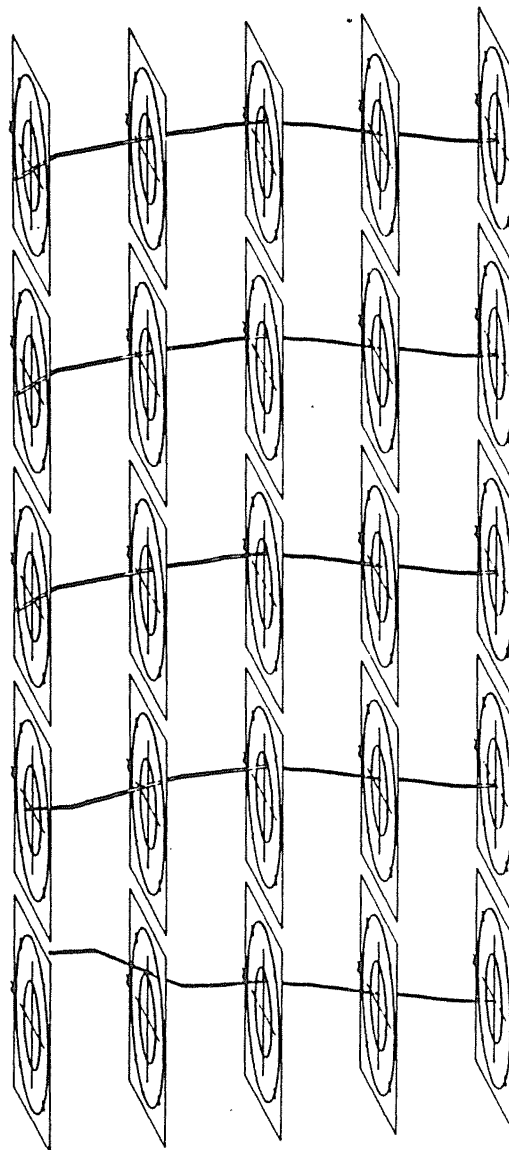


Figure 3: (suite-2)



142 146 149 153 156  
AGE EN JOURS

Figure 3: (suite-3)

Le fichier pour faire de telles représentations graphiques pour plusieurs semis gauchis est déjà constitué. Le but est d'en arriver à déterminer, s'il est présent, un patron préférentiel d'évolution du mouvement de la tige des semis d'épinette noire. Il s'agit là d'un exercice qui prendra beaucoup de temps, sans l'assurance d'un résultat concret. Il nous apparaît toutefois essentiel de procéder à ces analyses si l'on veut atteindre l'objectif de cette partie du travail, soit de bien caractériser le mouvement de la tige des semis d'épinette noire. L'étude des facteurs en cause n'en sera que plus facile par la suite. Pour l'année 1991-92, le phototropisme sera le principal facteur étudié.

On distingue quatre phases dans la réponse d'une plante au phototropisme: 1) une phase de perception où le photorécepteur est activé par les photons; 2) une phase de latence quand l'asymétrie est établie dans l'organe mais où le changement du taux de croissance n'est pas encore évident; 3) une phase de croissance différentielle ou d'établissement de la courbure de l'organe; 4) une phase d'autotropisme où l'organe se rigidifie (Firn, 1986).

Pour induire une réponse phototropique, un gradient lumineux doit être appliqué sur un organe végétal. La magnitude de ce gradient peut être très faible; si une plante sensible au phototropisme est placée entre deux sources lumineuses, une différence de 20% entre les deux sources lumineuses est suffisante pour induire une courbure chez la plante (Pickard, 1969 dans Firn 1986). La grande majorité des études sur le phototropisme utilisent une lumière unilatérale pour provoquer le stimulus phototropique (Firn, 1986). Si cette méthode est la plus simple d'emploi, un stimulus phototropique peut être induit de six manières différentes en utilisant deux sources lumineuses placées latéralement. Le stimulus peut être induit en diminuant la flux d'un côté, en augmentant la flux d'un côté, en changeant le flux des deux côtés, ou en fermant une des sources lumineuses (Firn, 1986).

Il est important de souligner à cet égard que, pour la première fois depuis 4 ans, nous avons volontairement réussi une production d'été avec un taux extrêmement élevé de gauchissement (de l'ordre de 75%). Nous avons réussi cela en ne jouant qu'avec deux facteurs, la lumière et la fréquence des arrosages, tous les autres facteurs étant fixes. L'intensité de la lumière naturelle avait été réduite à l'aide d'une couverture ombrageante à demi déployée. Ceci avait aussi un effet majeur sur la direction de la lumière la plus intense atteignant les semis. D'où l'intérêt de poursuivre plus à fond cette investigation de la relation "direction de la lumière-gauchissement".

La magnitude du gradient de lumineux entraînant une réponse phototropique peut être très faible; lorsqu'une plante sensible au phototropisme est placée entre deux sources lumineuses dont l'une est 80% plus faible que l'autre, le différentiel de flux lumineux est suffisant pour induire une courbure (Firn, 1986). Le gauchissement de la tige de l'épinette noire est très accentué lors des productions commerciales hivernales. Cette période de l'année est caractérisée par un faible ensoleillement, mais aussi par un gradient directionnel accentué. Nous soumettons l'hypothèse que le gradient directionnel de l'ensoleillement entraîne une réponse phototropique chez les semis d'épinette noire et que le délai entre la réponse phototropique et la correction dû au gravitropisme occasionne une courbure de plus en plus accentuée de la tige, ce qui a pour effet d'entraîner la verse d'un certain nombre de plants.

Pour ce faire, nous voulons vérifier si une illumination directionnelle entraîne une courbure de la tige de l'épinette noire en direction du stimulus. Toute investigation expérimentale d'un phénomène aussi complexe que la phototropisme requière un contrôle rigoureux des conditions expérimentales. De plus, comme la croissance des semis d'épinette noire est très lente, la réponse phototropique devrait l'être aussi. Les expériences devront avoir lieu dans de chambres de croissance à environnement contrôlé et les mesures de courbures requièrent l'emploi d'images photographiques prises à intervalles ou de mesures de mouvement prises à intervalles rapprochés.

## PARTIE II: RETARDER LA CROISSANCE EN LONGUEUR DE LA TIGE POUR RÉDUIRE L'IMPORTANCE DU GAUCHISSEMENT.

### Objectif visé.

L'utilisation de retardant de croissance chez les conifères a principalement eu pour objectif de limiter le taux d'élongation de la tige, d'induire une dormance plus hâtive des bourgeons et de favoriser un rapport biomasse racinaire/aérienne plus favorable (Ross *et al*, 1983). Weston *et al* (1980) ont utilisé différents types de retardant de croissance pour traiter de jeunes semis de *Pinus contorta* et *Picea glauca* afin de favoriser une meilleure répartition de biomasse entre la tige et les racines et augmenter la survie après plantation. Certains de ces produits réduisent d'une manière significative la taille des semis sans diminuer pour autant la biomasse.

L'analyse de la croissance des semis d'épinette noire des expériences de caractérisation du gauchissement des années antérieures nous montre que, durant la croissance exponentielle, le rapport H/D atteint sa valeur la plus élevée autour de la douzième semaine, ce qui correspond à la période où le pourcentage et la sévérité du gauchissement sont les plus élevés. La verse du plant pourrait donc être associée à un manque de capacité de support de la tige. Il semble alors avantageux d'inhiber la croissance de la tige durant cette période critique pour favoriser un rapport H/D plus faible. Le traitement "idéal" devrait inhiber la croissance en hauteur, favoriser la croissance radiale tout en n'affectant pas la quantité de carbone fixé.

Nos recherches en 1989 et en 1990 ont porté sur l'emploi de quatre retardants de croissance (Cycocel, B-9, A-Rest et Éthrel) utilisés à différentes concentrations et appliqués à deux stades du développement de jeunes semis d'épinette noire et de pin gris cultivés en serre dans des conditions de culture similaires à une production commerciale. L'objectif était de réduire l'impact du gauchissement sur l'épinette noire et favoriser un meilleur rapport H/D chez le pin gris. L'hypothèse sous-jacente pour l'épinette noire était que les retardants diminueraient la croissance en longueur sans affecter significativement la croissance en poids sec, tout en diminuant l'incidence du gauchissement de la tige chez l'épinette noire. La matière sèche devrait alors se redistribuer dans la tige, avec diminution du rapport H/D. La méthodologie décrite dans le rapport de l'an dernier est reprise ici avec les quelques modifications mineures qui ont été apportées en cours de route.

### Résumé de la méthodologie.

L'expérience commencée en janvier 1990 se résume de la façon suivante:

Variables:

- a) 2 espèces: épinette noire et pin gris;
- b) 5 produits: Rien (témoin), Cycocel, B-9, A-rest et Éthrel;
- c) 2 concentrations: Témoin: inclus dans le dispositif et hors-dispositif;  
Cycocel: application foliaire de 2500 et 5000 ppm;  
B-9: application foliaire de 2500 et 5000 ppm;  
Éthrel: application foliaire de 100 et 500 ppm;  
A-Rest: donné par "soil drenching", 0.250 et 0.5 mg/plant;
- d) 2 stades d'application: 8 et 12 semaines après le semis;
- e) 4 répétitions.

Facteurs fixes:

- a) Lumière: 18 hres de jour à  $\approx 300$  lux;
- b) T° jour/nuit: 22/15°C;
- c) CO<sub>2</sub>: concentration de l'air ambiant;
- d) Fertilisation: scénario hiver habituel;
- e) Irrigation: au besoin;
- f) Date des traitements de mise en dormance: entre 14 et 16 semaines après le semis.

Dates d'échantillonnage:

6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 24, 30, 67 (à analyser), 75 (à effectuer) semaines après le semis.

Paramètres mesurés:

- longueur et diamètre de l'hypocotyle et de la tige;
- poids secs de la tige, aiguille et racines;
- nombre de bourgeons et de branches;
- taux de gauchissement et sévérité;

Résultats:

L'évolution des semis en fonction des différents traitements se prête mal à l'interprétation (figure 4). L'analyse se fait donc à partir des résultats provenant du dernier échantillonnage disponible lors de l'écriture du rapport, soit celui du 20 août 1990. De plus, il ne faut pas oublier qu'un échantillonnage a aussi été réalisé le 10 mai 1991, alors qu'un autre est prévu plus tard cet été, ce qui ne permet pas une interprétation définitive des résultats.

Les résultats de l'échantillonnage du 20 août 1990 indiquent que certains retardants de croissance ont un certain potentiel pour diminuer le rapport H/D chez les semis d'épinette noire, sans pour autant diminuer leur biomasse (Walsh et Lord, 1990). Ceci est le cas pour le B-Nine à 5 000 ppm appliqué à la 12<sup>e</sup> semaine après le semis, et pour le A-Rest à 0,25 mg/plant appliqué à la même date (tableau 3). Dans les deux cas, la diminution du rapport H/D par rapport aux semis témoins est causée par une diminution significative de la longueur des plants et par une augmentation, non-significative cependant, du diamètre de la tige. De même, une diminution du poids sec de la tige est observée chez ces semis, alors que le poids sec total augmente. Même si non-significative, ces différences montrent bien que ces produits ont un effet certain sur la quantité de carbone fixée et sur sa répartition entre les différentes parties de la plante. Il est aussi intéressant de constater que les deux traitements ci-haut mentionnés n'ont pas augmenté le pourcentage de plants ayant débourré après entrée en dormance (tableau 3). Ceci prend toute son importance au Québec lorsque l'on sait qu'un tel débourrement pourrait diminuer la capacité des semis à survivre à l'hiver. Nous avons remarqué, en effet, que les plants traités et non-traités ne montraient pas tous le même type de développement des bourgeons lors de la période de dormance. Certains plants ont débourré spontanément durant l'été. Il devient alors nécessaire d'évaluer les effets de l'utilisation de retardants de croissance à plus long terme en fonction de la capacité des plants à hiverner. Les semis sont actuellement conservés à l'extérieur, sur les terrain de l'UQAC. Deux échantillonnages supplémentaires sont prévus en mai et en juillet 1991 pour évaluer la résistance au froid et la capacité de reprise de la croissance des semis.

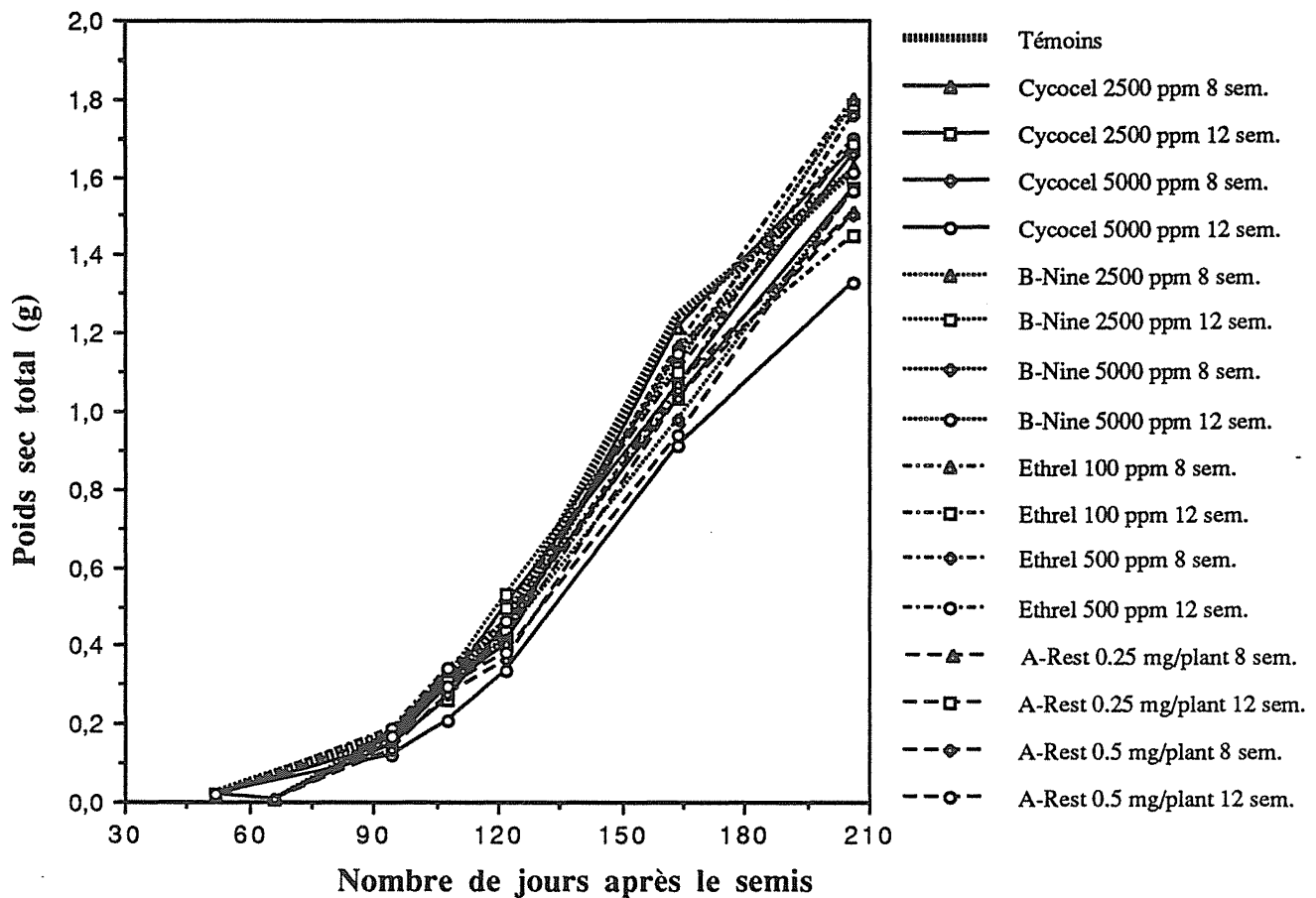


Figure 4: Évolution du poids sec total des semis d'épinette noire soumis à différents traitements de retardants de croissance lors de l'expérience hiver 1990.



Tableau 3: Mesures de croissance des semis d'épinettes noires soumis à différents traitements de retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 20 août 1990. Les " \* " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative ( $p = 0.05$ ) avec le traitement témoin.

|    | -----Traitements----- |                             |                               | Longueur<br>Totale<br>(mm) | Diamètre<br>(mm) | H/D    | Nombre de<br>Bourgeons | Plants<br>Débourés<br>(%) | -----Poids sec ----- |                  |               |               | Rapport<br>P. S. Racines/P. S. Total<br>(%) |
|----|-----------------------|-----------------------------|-------------------------------|----------------------------|------------------|--------|------------------------|---------------------------|----------------------|------------------|---------------|---------------|---|
|    | Produit<br>utilisé    | Concentration<br>du produit | Date<br>(sem. après<br>semis) |                            |                  |        |                        |                           | Racines<br>(mg)      | Feuilles<br>(mg) | Tiges<br>(mg) | Total<br>(mg) |   |
| 16 | Témoins               |                             |                               | 172                        | 2.42             | 7.21   | 22.0                   | 15.6                      | 819                  | 428              | 361           | 1608          | 50.6  |
|    | Cycocel               | 2500 ppm                    | 8                             | 179                        | 2.51             | 7.27   | 23.1                   | 25.0                      | 881                  | 428              | 362           | 1671          | 53.0  |
|    | Cycocel               | 2500 ppm                    | 12                            | 178                        | 2.45             | 7.34   | 23.8                   | 25.0                      | 795                  | 382              | 390           | 1567          | 50.2  |
|    | Cycocel               | 5000 ppm                    | 8                             | 178                        | 2.37             | 7.58   | 22.2                   | 37.5                      | 871                  | 425              | 359           | 1655          | 52.2  |
|    | Cycocel               | 5000 ppm                    | 12                            | 159                        | 2.38             | 6.75   | 20.4                   | 25.0                      | 674                  | 331 *            | 326           | 1332 *        | 50.4  |
|    | B-Nine                | 2500 ppm                    | 8                             | 177                        | 2.48             | 7.29   | 23.1                   | 25.0                      | 781                  | 447              | 399           | 1627          | 48.0  |
|    | B-Nine                | 2500 ppm                    | 12                            | 180                        | 2.64             | 6.89   | 24.0                   | 0.0                       | 906                  | 480              | 403           | 1788          | 50.6  |
|    | B-Nine                | 5000 ppm                    | 8                             | 164                        | 2.41             | 6.87   | 23.2                   | 37.5                      | 768                  | 437              | 360           | 1565          | 48.8  |
|    | B-Nine                | 5000 ppm                    | 12                            | 155 *                      | 2.49             | 6.31 * | 22.7                   | 31.2                      | 833                  | 451              | 330           | 1613          | 51.2  |
|    | Ethrel                | 100 ppm                     | 8                             | 180                        | 2.56             | 7.14   | 24.0                   | 18.8                      | 926                  | 464              | 407           | 1798          | 51.0  |
|    | Ethrel                | 100 ppm                     | 12                            | 173                        | 2.27             | 7.70   | 21.7                   | 18.8                      | 707                  | 395              | 348           | 1450          | 48.8  |
|    | Ethrel                | 500 ppm                     | 8                             | 172                        | 2.52             | 6.92   | 22.8                   | 25.0                      | 953                  | 415              | 392           | 1761          | 53.6  |
|    | Ethrel                | 500 ppm                     | 12                            | 179                        | 2.49             | 7.26   | 22.2                   | 50.0 *                    | 874                  | 426              | 400           | 1699          | 51.4  |
|    | A-Rest                | 0.25 mg/plant               | 8                             | 135 *                      | 2.32             | 5.90 * | 21.7                   | 43.8 *                    | 768                  | 447              | 295 *         | 1509          | 50.8  |
|    | A-Rest                | 0.25 mg/plant               | 12                            | 153 *                      | 2.49             | 6.20 * | 24.8 *                 | 25.0                      | 865                  | 491              | 330           | 1688          | 51.2  |
|    | A-Rest                | 0.5 mg/plant                | 8                             | 126 *                      | 2.44             | 5.31 * | 21.1                   | 56.2 *                    | 799                  | 442              | 264 *         | 1504          | 52.8  |
|    | A-Rest                | 0.5 mg/plant                | 12                            | 148 *                      | 2.45             | 6.08 * | 21.1                   | 37.5                      | 812                  | 452              | 299 *         | 1563          | 51.6  |

Les trois autres traitements au A-Rest sont les seuls qui ont amené une réduction significative de la croissance en longueur de la tige et du rapport H/D. Cependant, la masse sèche de ces semis a aussi été réduite, particulièrement celle de la tige. Quant aux autres traitements, leur influence sur un paramètre ou un autre est plutôt marginale et non-significative, sauf pour le pourcentage de plants débourrés dans certains cas, celui-ci étant toujours presque toujours plus élevé que le pourcentage des témoins.

L'utilisation de certains retardants de croissance à une concentration précise a donc permis de diminuer la croissance en longueur de la tige sans affecter significativement la croissance en diamètre et en poids sec total, d'où une réduction du rapport H/D des semis traités par rapport aux semis témoins. Les redistributions de matière sèche dans les semis entre les aiguilles, tiges et racines demeurent marginales, cependant. Il reste maintenant à savoir si cela diminue l'incidence du gauchissement de la tige chez l'épinette noire. Les résultats du tableau 4 indiquent des fluctuations assez importantes du taux de gauchissement total ( $15^{\circ}+$ ) par rapport aux semis témoins, sauf que les écarts-types importants retrouvés pour chaque mesure moyenne rendent le plus souvent les différences non-significatives d'un point de vue statistique. Le résultat important de ce tableau vient du fait que les populations de semis traités qui ont répondu positivement par une réduction de la croissance en longueur de la tige (tableau 3) ne montrent pas des taux de gauchissement significativement différents des semis de la population témoin. En somme, l'hypothèse voulant que la réduction de la croissance en longueur de la tige et du rapport H/D suffit à réduire le taux de gauchissement est infirmée par ces résultats.

L'option retardants de croissance ne semble donc pas être celle à retenir pour réduire le taux de gauchissement. Leurs effets sont relativement limités en ce qui a trait à la réduction de la croissance en longueur de la tige des semis, rejoignant en ce sens les conclusions de deux autres études québécoises récentes à ce sujet (Lord et Morissette 1990; Parent 1991), alors que leurs effets sur le taux de gauchissement, qu'il y ait ou non réduction de la croissance en longueur, semble plus aléatoire qu'autre chose. Tel qu'indiqué par certains de nos travaux antérieurs, ce fait vient confirmer une fois de plus que la seule réduction de la longueur de la tige des semis d'épinette noire n'est pas garante d'une réduction significative du taux de gauchissement de ces mêmes semis.

En plus de l'épinette noire, des populations de semis de pin gris ont aussi été traitées avec les mêmes retardants de croissance, aux mêmes concentrations et aux mêmes dates après le semis. Les informations relatives à ces populations sont données à titre informatif, puisqu'elles ne font pas l'objet du présent travail. Pour nous, cependant, ces informations sont importantes en ce sens qu'elles permettent de comparer deux espèces entre elles en ce qui a trait à leur réponse à une application de retardants de croissance. L'intérêt d'utiliser de tels produits avec une espèce comme le pin gris tient au fait qu'il pourrait avantager l'obtention de rapport H/D plus petit, donc des semis plus robustes. Un seul produit a diminué de façon significative le rapport H/D chez le pin gris comparativement aux semis témoins, soit le A-Rest à 0.5 mg/plant appliqué à la 8<sup>e</sup> semaine après le semis (tableau 5). Ce résultat est dû aux diminutions significatives des deux paramètres en cause, soit la longueur et le diamètre de la tige, sauf que la réduction de la longueur était proportionnellement plus élevée que celle de la tige. Cependant, le traitement au A-Rest a réduit le poids sec de la tige de près de 50%, d'où une diminution importante du poids sec total. Il est intéressant de noter à cet égard que le poids sec des racines et des feuilles a été très peu affecté par ce traitement.

Les divers traitements tendent à diminuer le poids sec total chez le pin gris, alors que 9 des 16 traitements ont augmenté le poids sec total chez l'épinette noire (tableau 3). Ceci confirme que la réaction des plants aux divers retardants de croissance utilisés dans ce travail est spécifique. Il faut cependant noter ici le fort taux de débourement chez le pin gris comparativement à l'épinette noire, ce qui a pu modifier les résultats finaux.

Tableau 4: Gauchissement des semis d'épinette noire soumis à différents traitements de retardants de croissance lors de l'échantillonnage du 20 août 1990. Les \* indiquent les valeurs pour lesquelles existe une différence significative ( $p=0.05$ ) avec le traitement témoin.

| -----Traitements----- |                             |                               | -----Gauchissements----- |               |             |             |
|-----------------------|-----------------------------|-------------------------------|--------------------------|---------------|-------------|-------------|
| Produit<br>utilisé    | Concentration<br>du produit | Date<br>(sem. après<br>semis) | 15-45°<br>(%)            | 45-90°<br>(%) | 90°+<br>(%) | 15°+<br>(%) |
| Témoins               |                             |                               | 14,06                    | 1,88          | 0,2         | 16,125      |
| Cycocel               | 2500 ppm                    | 8                             | 12,00                    | 1,13          | 0,0         | 13,125      |
| Cycocel               | 2500 ppm                    | 12                            | 18,00                    | 1,88          | 0,0         | 19,875      |
| Cycocel               | 5000 ppm                    | 8                             | 10,50                    | 0,00          | 0,0         | 10,5        |
| Cycocel               | 5000 ppm                    | 12                            | 12,38                    | 1,50          | 0,4         | 14,25       |
| B-Nine                | 2500 ppm                    | 8                             | 18,75                    | 0,75          | 0,0         | 19,5        |
| B-Nine                | 2500 ppm                    | 12                            | 17,63                    | 1,13          | 0,0         | 18,75       |
| B-Nine                | 5000 ppm                    | 8                             | 7,50                     | 1,50          | 0,0         | 9 *         |
| B-Nine                | 5000 ppm                    | 12                            | 19,88                    | 0,38          | 0,0         | 20,25       |
| Ethrel                | 100 ppm                     | 8                             | 18,38                    | 2,63          | 0,4         | 21,375      |
| Ethrel                | 100 ppm                     | 12                            | 20,63                    | 0,00          | 0,4         | 21          |
| Ethrel                | 500 ppm                     | 8                             | 13,13                    | 1,88          | 0,0         | 15          |
| Ethrel                | 500 ppm                     | 12                            | 20,25                    | 4,88 *        | 0,0         | 25,125 *    |
| A-Rest                | 0.25 mg/plant               | 8                             | 20,63                    | 1,88          | 0,0         | 22,5        |
| A-Rest                | 0.25 mg/plant               | 12                            | 15,75                    | 0,75          | 0,0         | 16,5        |
| A-Rest                | 0.5 mg/plant                | 8                             | 18,00                    | 1,13          | 0,0         | 19,125      |
| A-Rest                | 0.5 mg/plant                | 12                            | 17,25                    | 3,38          | 0,0         | 20,625      |

Tableau 5: Mesures de croissance des semis de pin gris soumis à différents traitements de retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 20 août 1990. Les " \* " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative (p = 0.05) avec le traitement témoin.

|    | Traitements     |                          |                         | Longueur Totale (mm) | Diamètre (mm) | H/D    | Nombre de Bourgeons | Plants Débourés (%) | Poids sec    |               |            |            | Rapport                       |  |
|----|-----------------|--------------------------|-------------------------|----------------------|---------------|--------|---------------------|---------------------|--------------|---------------|------------|------------|-------------------------------|--|
|    | Produit utilisé | Concentration du produit | Date (sem. après semis) |                      |               |        |                     |                     | Racines (mg) | Feuilles (mg) | Tiges (mg) | Total (mg) | P. S. Racines/P. S. Total (%) |  |
| 19 | Témoins         |                          |                         | 219                  | 2,96          | 7,50   | 1,6                 | 68,8                | 843          | 742           | 524        | 2108       | 40,1                          |  |
|    | Cycocel         | 2500 ppm                 | 8                       | 206                  | 2,78          | 7,44   | 1,5                 | 68,8                | 902          | 732           | 451        | 2085       | 42,7                          |  |
|    | Cycocel         | 2500 ppm                 | 12                      | 233                  | 2,77          | 8,49 * | 1,3                 | 87,5                | 840          | 729           | 475        | 2044       | 41,2                          |  |
|    | Cycocel         | 5000 ppm                 | 8                       | 211                  | 2,50 *        | 8,46   | 1,2                 | 81,2                | 660          | 638           | 391        | 1689 *     | 39,3                          |  |
|    | Cycocel         | 5000 ppm                 | 12                      | 227                  | 2,77          | 8,19   | 1,2                 | 87,5                | 720          | 670           | 438        | 1831       | 39,3                          |  |
|    | B-Nine          | 2500 ppm                 | 8                       | 214                  | 2,65 *        | 8,14   | 1,4                 | 62,5                | 679          | 653           | 455        | 1786 *     | 38,1                          |  |
|    | B-Nine          | 2500 ppm                 | 12                      | 203                  | 2,62 *        | 7,79   | 1,9                 | 87,5                | 837          | 721           | 426        | 1984       | 41,5                          |  |
|    | B-Nine          | 5000 ppm                 | 8                       | 215                  | 2,61 *        | 8,33   | 1,6                 | 81,2                | 653          | 677           | 431        | 1761 *     | 36,7                          |  |
|    | B-Nine          | 5000 ppm                 | 12                      | 214                  | 2,65 *        | 8,14   | 1,5                 | 75,0                | 769          | 718           | 445        | 1932       | 39,6                          |  |
|    | Ethrel          | 100 ppm                  | 8                       | 238                  | 2,84          | 8,37   | 1,3                 | 75,0                | 741          | 672           | 506        | 1918       | 38,6                          |  |
|    | Ethrel          | 100 ppm                  | 12                      | 214                  | 2,97          | 7,23   | 1,9                 | 81,2                | 775          | 687           | 508        | 1969       | 39,3                          |  |
|    | Ethrel          | 500 ppm                  | 8                       | 237                  | 2,72          | 8,86 * | 1,2                 | 81,2                | 758          | 672           | 483        | 1913       | 38,9                          |  |
|    | Ethrel          | 500 ppm                  | 12                      | 209                  | 2,87          | 7,32   | 1,3                 | 56,2                | 782          | 707           | 496        | 1985       | 39,8                          |  |
|    | A-Rest          | 0.25 mg/plant            | 8                       | 162 *                | 2,43 *        | 6,61   | 1,4                 | 62,5                | 808          | 712           | 322        | 1841       | 44,1                          |  |
|    | A-Rest          | 0.25 mg/plant            | 12                      | 178 *                | 2,51 *        | 7,08   | 1,3                 | 43,8                | 741          | 669           | 354        | 1764 *     | 42,2                          |  |
|    | A-Rest          | 0.5 mg/plant             | 8                       | 145 *                | 2,37 *        | 6,15 * | 1,5                 | 56,2                | 923          | 677           | 267        | 1867       | 48,3 *                        |  |
|    | A-Rest          | 0.5 mg/plant             | 12                      | 183 *                | 2,51 *        | 7,36   | 1,4                 | 43,8                | 754          | 667           | 356        | 1776 *     | 42,5                          |  |

### PARTIE III: INTERACTION GAUCHISSEMENT-ÉTHYLÈNE

#### Objectif visé.

Nous avons évalué l'hypothèse que le gauchissement de la tige de l'épinette noire est causé par des conditions stressantes au niveau des racines, entraînant ainsi une augmentation de la concentration en éthylène dans la tige. Cette expérience visait à déterminer si un manque d'oxygénation racinaire résultant d'une irrigation trop abondante entraînait un métabolisme élevé de l'éthylène et un gauchissement plus marqué de la tige. À l'été 1990, nous avons cultivé en hydroponie des semis d'épinette noire en contrôlant la concentration en oxygène fournie au système racinaire. Cette expérience a été reprise à l'automne 1990 pour valider certains résultats. L'expérience s'étant terminée tout récemment, la compilation et l'interprétation des résultats de la seconde partie ne sont pas encore complétées. Seul le suivi du gauchissement est présenté dans ce rapport.

L'étude de Bissonnette (1987) montre que les conditions d'humidité élevée dans une aire de croissance favorisent le gauchissement. Lorsqu'un sol est détrempé ou périodiquement détrempé, le déficit en oxygène au niveau racinaire qui s'ensuit est le facteur qui limite le plus la croissance des végétaux. L'augmentation simultanée de la concentration interne de l'éthylène au niveau de la tige lors de la saturation du sol par l'eau est causée en partie par le fait que le coefficient de diffusion de l'éthylène dans l'eau est 10,000 fois plus faible que dans l'air (Jackson, 1985); l'eau saturant le sol empêche la diffusion de l'éthylène hors des tissus. De plus, lorsque l'oxygène dissous dans l'eau saturant le sol diminue partiellement, l'éthylène augmente en vertu des effets combinés d'une synthèse plus rapide et du trappage par l'eau. Selon Bradford (1980, dans Jackson 1985), l'anoxie stimule plutôt que ne supprime la formation d'ACC à partir de la méthionine. L'ACC additionnel ne peut être transformé en éthylène en absence d'oxygène. L'ACC diffuse alors vers les cellules mieux aérées où la concentration en oxygène est suffisante pour convertir l'ACC en éthylène. Dans les plants submergés, le précurseur peut-être transporté des racines vers la tige par le flux de transpiration via la vascularisation racine-tige. Tang et Kozlowski (1983) notent une augmentation de la production d'éthylène des semis de *Pinus serotina* et *Pinus banksiana* après l'inondation du sol. Yamamoto *et al.* (1987) ont démontré une augmentation de l'ACC dans les racines de *Pinus halepensis* après 24 heures d'inondation et une augmentation simultanée de l'éthylène dans la tige.

Le but de l'expérience est de vérifier si un déficit en oxygène au niveau des racines induit une augmentation de la production d'ACC, le précurseur biochimique de l'éthylène, qui est alors transloqué vers la tige où il est transformé en éthylène. L'expérience permettra aussi de voir si une concentration plus élevée en éthylène induit un plus fort taux de gauchissement. Des semis d'épinette noire et de pin gris ont été cultivés en hydroponie sous différentes concentrations d'oxygène pour comparer la capacité d'adaptation de ces deux espèces à des conditions de faible oxygénation racinaire.

#### Méthodologie

##### Conditions de culture avant traitement:

Cette expérience a été réalisée à l'Université du Québec à Chicoutimi au printemps 1990. Deux espèces ont été étudiées: l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill] B.S.P.) et le pin gris (*Pinus banksiana* (Lamb)). Les graines proviennent de la Pépinière forestière de Berthierville, Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec; les graines de pin gris ont été récoltées dans le canton Falardeau au Saguenay (Lat 48°40'N, Long 71°10'O) et celles d'épinette noire dans la région de Roberval au Lac-Saint-Jean (Lat 49°14'N, Long 72°30'O).

Les graines ont été semées le 26 janvier à raison de 5 à 7 graines par cavité pour l'épinette et de 10 graines pour le pin gris dans des récipients IPL-67 sur un substrat de tourbe recouvert de silice. Les semis ont été cultivés dans une serre à double paroi de polyéthylène sous des lampes fluorescentes fournissant 300 lux de luminosité pour une photopériode de 18 heures. Lors de la germination, la température a été maintenue à 27°C la première semaine, puis réduite à 20°C le jour et 15°C la nuit. Les semis ont été éclaircis à la cinquième semaine pour ne laisser qu'une plantule par alvéole. Les plants étaient arrosés au besoin en utilisant une rampe mobile munie de gicleurs. Les semis ont été fertilisés à toutes les semaines en ajoutant des engrais solubles (Plant-Product) à l'eau d'arrosage selon le calendrier du tableau 6.

#### Traitements:

Les plants furent transférés dans les bassins hydroponiques le 10 avril lorsqu'ils étaient âgés de 11 semaines. Les racines ont été délavées délicatement dans l'eau tiède et insérées dans des alvéoles de 2 cm de diamètre distante de 4 cm découpées dans des feuilles de styrofoam de 37 cm par 88 cm. Les semis étaient retenus en place par de petits blocs de laine de roche enroulés à la base de la tige de telle manière que les racines étaient complètement immergées dans la solution nutritive.

La figure 5 illustre le système de culture hydroponique utilisé. Le dispositif expérimental comprenait 8 bassins de 65.1 litres (4 bassins pour chaque espèce). Ces bassins étaient alimentés par 2 réservoirs de 200 litres. Un des réservoir était oxygéné en faisant barboter de l'air pour saturer la solution en oxygène, soit une concentration de 8 ppm en O<sub>2</sub>, tandis que le second était déoxygéné par barbotage d'azote, réduisant ainsi la concentration en oxygène à 2 ppm. Les bassins hydroponiques étaient continuellement alimentés par gravité par ces deux réservoirs à un débit de 19 l h<sup>-1</sup>. L'alimentation était contrôlée par un système de valves qui permettait d'obtenir les concentrations désirées en oxygène pour les 4 traitements soit: 1) Aérobie: ce bassin hydroponique était alimenté par le réservoir oxygéné pour obtenir une concentration en oxygène d'environ 8 ppm; 2) Aérobie +: même chose que précédemment mais avec oxygénation additionnelle par barbotage d'air dans ce bassin à l'aide de deux diffuseurs reliés à une pompe à air; 3) Anaérobie: ce bassin était alimenté également par les deux réservoirs pour obtenir une concentration en oxygène de 5 ppm; 4) Anaérobie -: ce bassin était alimenté uniquement par le réservoir déoxygéné pour obtenir une concentration en oxygène de 2 ppm environ. Un système de débordement permettait de récupérer le trop-plein qui était repompé dans les réservoirs d'alimentation.

#### Conditions de culture au cours des traitements:

Les plants ont été cultivés dans une solution Johnson modifiée diluée de moitié (Epstein, 1972). Celle-ci a été préparée en utilisant des fertilisants solubles (Plant-Product), puis complétée en éléments mineurs avec des sels de grade analytique: 268 mg l<sup>-1</sup> de nitrate de potassium 12-0-44 + oligo, 455 mg l<sup>-1</sup> de nitrate de calcium 15.5-0-0, 115 mg l<sup>-1</sup> de mono-ammonium de phosphate et 122 mg l<sup>-1</sup> de sulfate de magnésium (9.85% Mg, 13% S); 1.85 mg l<sup>-1</sup> de KCl, 0.48 mg l<sup>-1</sup> de H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub>, 0.06 mg l<sup>-1</sup> de Na<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub>.2H<sub>2</sub>O et 1.95 mg l<sup>-1</sup> de NaFeEDTA. Le tableau 7 montre les concentrations ioniques des éléments minéraux. Une certaine quantité de solution nutritive fraîchement préparée était ajoutée aux réservoirs d'alimentation pour compenser les pertes par évapotranspiration. La concentration ionique totale de la solution était de 383 ppm et la conductivité électrique de 900 µMhos cm<sup>-1</sup>. Le rapport N-P-K était de 38-10-38 et 87% de l'azote était sous forme de nitrate et 13% sous forme ammoniacale.

Tableau 6: Calendrier de fertilisation des semis avant leur repiquage dans les bassins hydroponiques.

| Semaines | 10-52-10*<br>mg/l | 15-15-30*<br>mg/l | 20-20-20*<br>mg/l |
|----------|-------------------|-------------------|-------------------|
| 1        | -                 | -                 | -                 |
| 2        | -                 | -                 | -                 |
| 3        | 1.12              | -                 | 1.12              |
| 4        | 1.49              | -                 | 1.49              |
| 5        | 2.24              | -                 | 2.24              |
| 6        | 2.99              | -                 | 2.99              |
| 7        | 2.99              | 2.99              | -                 |
| 8        | 3.73              | 3.73              | -                 |
| 9        | 3.73              | 3.73              | -                 |
| 10       | 4.48              | 4.48              | -                 |
| 11       | 4.48              | 4.48              | -                 |

\* Engrais soluble Plant-Product

Tableau 7: Concentrations ioniques des éléments minéraux de la solution nutritive utilisée au cours de la période des traitements.

| Eléments minéraux              | Concentrations (mg/litre) |
|--------------------------------|---------------------------|
| N (NO <sub>3</sub> )           | 98                        |
| N (NH <sub>4</sub> )           | 19                        |
| P                              | 31                        |
| K                              | 118                       |
| S                              | 16                        |
| Ca                             | 87                        |
| Mg                             | 12                        |
| Fe                             | 0.56                      |
| Cl                             | 0.89                      |
| B                              | 0.14                      |
| Mn                             | 0.13                      |
| Zn                             | 0.13                      |
| Cu                             | 0.13                      |
| Mo                             | 0.03                      |
| Conc. ionique totale par litre | 383                       |

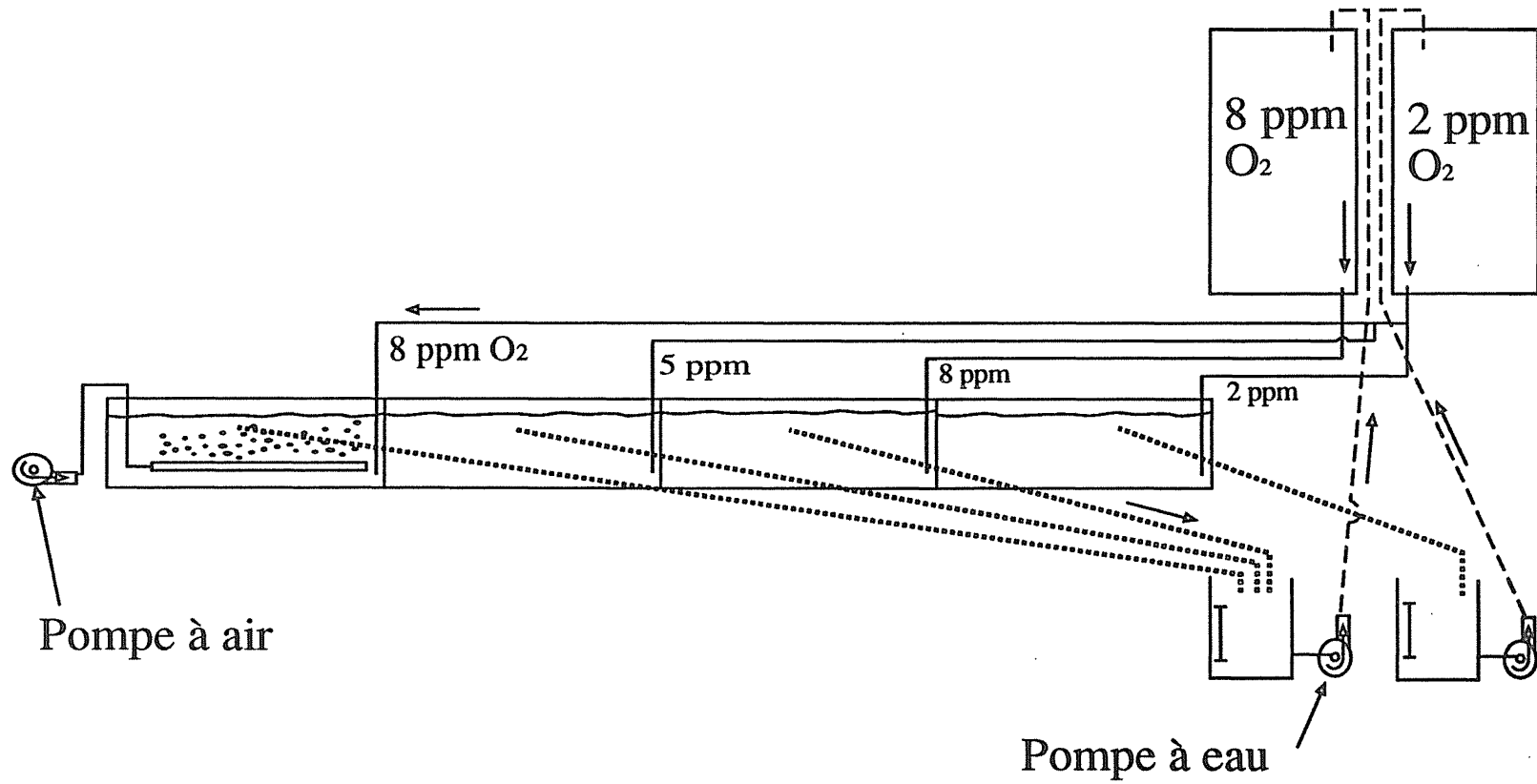


Figure 5: Schéma simplifié vue de côté des bassins hydroponiques utilisés dans cette expérience incluant le système de recirculation de la solution nutritive. Seulement quatre bassins sur huit sont représentés ici.



La concentration en O<sub>2</sub> était contrôlée tous les jours dans chaque bassin en utilisant un Oxymètre YSI-54, le pH par un pHmètre Fisher Acumet 800 et la conductivité et la température par un conductivimètre YSI-33.

Des lampes à vapeur de sodium haute pression (Lumiponic 400W) assuraient une irradiance minimale de 115  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{sec}^{-1}$  durant 18 heures par jour. La température variait entre 20 et 30°C le jour et entre 15 et 20°C la nuit. L'humidité relative s'est maintenue entre 55 et 85%.

#### Mesure de la production d'éthylène:

L'éthylène produit par les tiges complètes a été mesuré par la méthode de Tang et Kozlowski (1982). La tige des semis a été excisée au collet et insérée dans un vial de 85 mm X 11 mm ou dans une éprouvette de 125 mm X 16 mm selon la taille des semis; 0.5 ml d'eau fut ajouté pour éviter la dessiccation. Le tube ou le vial était fermé par un septum de caoutchouc et incubé 24 heures à 25° C sous un flux lumineux de 350  $\mu\text{mole m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Cinq tiges par vial étaient nécessaires pour produire une quantité détectable d'éthylène la première semaine tandis qu'une ou deux tiges étaient suffisantes les semaines suivantes. Un échantillon gazeux de 2 ml était prélevé à l'aide d'une seringue Hamilton de 2.5 ml étanche aux gaz et injecté sans délai sur un chromatographe en phase gazeuse Hewlett-Packard 5750B muni d'un détecteur à ionisation de flamme et d'une colonne en acier inoxydable de 1.8 m et de 0.64 cm de diamètre (28% Squalane dans du Chromosorb P). La température de la colonne était maintenue à 27°C et celle du détecteur à 100°C. Le débit du gaz porteur (N<sub>2</sub>) était de 30 ml min<sup>-1</sup>, de 40 ml min<sup>-1</sup> pour l'hydrogène et de 500 ml min<sup>-1</sup> pour l'air. Les concentrations en éthylène étaient calculées en faisant correspondre la hauteur du pic de l'enregistreur à une courbe de calibration obtenue à partir de 4 mélanges éthylène-azote (0.62, 1.25, 3.12, 6.23 ppm C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>) préparés à partir d'éthylène pur (Matheson). La production d'éthylène (nl g<sup>-1</sup> poids sec hre<sup>-1</sup>) était calculée par la formule suivante:

$$\text{Taux de production} = (V_t + V_g - V_s - V_e) \times C_e / \text{PST}$$

où

V<sub>t</sub>: volume du tube (ml);

V<sub>g</sub>: volume de l'échantillon gazeux (ml);

V<sub>s</sub>: volume de la tige (ml);

V<sub>e</sub>: volume de l'eau (ml);

C<sub>e</sub>: concentration en éthylène dans le tube (nL ml<sup>-1</sup>);

PST: poids sec de la tige (g).

La production d'éthylène a été mesurée après 0, 1, 7, 14, 28, 43 jours de traitement. La moyenne de la production d'éthylène produit a été calculé à partir de cinq répétitions par traitement et par espèce. La quantité d'éthylène produit par les racines a été mesurée une seule fois à la 43e journée des traitements en utilisant la même méthode d'incubation.

Après la mesure de l'éthylène, le diamètre au collet juste au niveau de la zone de submergence, le diamètre de la tige, la longueur et le nombre de rameaux ont été mesurés sur chacun des plants. Après séchage à l'étuve à 70° C pendant 48 heures, la masse anhydre des racines et de la tige a été déterminée séparément. Cinq autres semis par traitement et par espèces ont aussi été échantillonnés pour compléter l'échantillonnage.

#### Détermination de l'ACC et du MACC:

Quarante-cinq jours après le début des traitements, 5 échantillons comprenant 6 plants par traitement et par espèce ont été prélevés aléatoirement. Les tiges ont été séparées des racines et les échantillons ont été immédiatement cryogénisés dans l'azote liquide puis gardés au congélateur à -20°C. Les échantillons ont ensuite été lyophilisés et broyés finement pour être conservés sous vide à la température de la pièce et à l'abri de la lumière jusqu'au moment de l'analyse.

Les échantillons ont été extraits dans l'éthanol 70% (10 ml g<sup>-1</sup>) à ébullition pendant 15 min (Mansour *et al.*, 1986), puis l'extract a été centrifugé à 15 000 g. Le surnageant a été filtré sur papier Whatman No 2 et le filtrat a été évaporé *in vacuo* à 40° C jusqu'à un volume final de 4 à 6 ml. Les pigments ont été extraits par l'ajout 0.5 ml de chloroforme qui fut rejeté après une centrifugation à 3 000 g de 15 min.

L'ACC a été mesuré par la méthode de Lizada et Yang (1979) qui est basée sur la conversion de l'ACC en éthylène par le NaOCl en milieu alcalin en présence d'ions Hg<sup>++</sup>. Dans un vial de 15 ml, 0.5 ml de HgCl<sub>2</sub> (0.5 mM) a été ajouté à 1 ml de l'extract et le vial fermé avec un septum de caoutchouc. À l'aide d'une seringue de type tuberculin, 0.5 ml d'une solution 2:1 de NaOCl commercial (5-6%) et de NaOH saturée a été injectée et le vial fut immédiatement agité au Vortex pendant 15 sec et mis sur la glace pendant 5 min. Le vial fut agité de nouveau et 2 ml de gaz prélevés à l'aide d'une seringue Hamilton étanche au gaz et injectés sur le chromatographe. Les conditions de l'analyse chromatographique étaient les mêmes que celles décrites plus haut. L'efficacité de la conversion de l'ACC en éthylène fut estimée dans chaque cas par un second échantillon où une quantité connue d'ACC a été ajoutée comme standard interne. La quantité d'ACC a été calculée comme le quotient de l'éthylène libéré et du taux de conversion en considérant le taux de dilution de l'extract et le rapport entre le volume de gaz analysé et la quantité d'air dans le vial. Les concentrations en ACC et en MACC dans les tiges d'épinette noire ou de pin gris ne sont pas présentées ici dans ce rapport puisque le rendement de la conversion du standard d'ACC en éthylène par le NaOCl dans les échantillons de tige ne dépassaient pas 10-20%, ce qui signifie qu'une ou des substance(s) présente(s) dans la tige mais absente(s) des racines interférai(en)t avec la réaction.

Le MACC a été hydrolysé en ACC par l'addition de 1 ml de HCl 6 N à 1 ml de l'extract qui fut chauffé à 100°C pendant 2 heures (Spikman, 1987). La solution a été neutralisée avec 1 ml de NaOH 6 N et centrifugée à 3 000 g pendant 15 min pour enlever les résidus. L'ACC libéré a été mesuré comme décrit plus haut. Le MACC a été calculé par soustraction de l'ACC libre de l'ACC total après hydrolyse.

#### Histologie:

À la fin de cette expérience, 3 plants par traitement et par espèce ont été choisis aléatoirement et cinq sections de 5 mm par plant ont été prélevées: 1) à l'extrémité de jeunes racines juste au dessus de la zone d'élongation; 2) sur une racine principale à environ 2 cm sous le collet; 3) à la base de l'hypocotyle; 4) à la base de la tige (premier entrenoeud); 5) au milieu de la tige. Les spécimens furent immédiatement fixés dans une solution de glutaraldéhyde 3% dans un tampon phosphate 0.025 M à pH 6.8 pendant 16 heures. Les spécimens ont été préalablement mis sous vide pendant 15 à 20 minutes pour chasser les bulles d'air. Les sections ont été rincées dans la solution tampon pendant 30 min puis déshydratés dans une série de solutions éthanoliques de concentration croissante (20, 40, 60, 95 et 100%) pendant 30 min dans chaque cas, puis déshydratés à nouveau dans l'éthanol absolu pendant 30 min. Les pièces ont été transférées successivement dans trois bains d'oxyde de propylène, pour

une période de 30 minutes chacun dans le cas des deux premiers bains, puis de 60 minutes dans le cas du troisième. Les pièces ont ensuite été enrobées dans un mélange 1:1 d'oxyde de propylène et de résine Spurr pendant 60 min, 1:2 pendant 60 min et 1:3 pendant 16 heures. L'enrobage fut complété sous vide dans la résine Spurr 100% pendant 48 heures et les pièces ont été polymérisés à 70° C sous vide pendant 16 heures. Les blocs ont été taillés à une épaisseur de 1  $\mu$ m à l'aide d'un ultra-microtome muni d'un couteau de verre et les sections furent montées sur une lame de verre et colorées au Bleu de Toluidine (Feder et O'Brien, 1968).

#### Mesure du gauchissement:

Dans l'expérience réalisée au printemps 1990, le taux de gauchissement durant la période des traitements n'a pu être mesuré; lors du repiquage des semis dans les bassins hydroponiques, il s'est avéré impossible d'orienter correctement les semis avec le degré de précision voulu. Comme l'expérience a été reprise à l'automne 1990, nous avons pu mettre au point une méthode de repiquage plus adéquate. Les semis ont été repiqués plus jeunes (à 5 semaines au lieu de 11), donc avant la période de gauchissement qui se situe autour de 12 semaines; ainsi, il fut plus aisé d'orienter les semis. Les traitements et le dispositif expérimental étaient les mêmes que ceux du printemps 1990. Le dispositif expérimental incluait les 4 traitements d'oxygénation X 4 répétitions. Les graines ont été semées le 17 septembre 1990 et les plantules repiquées en hydroponie le 23 novembre 1990. Le taux de gauchissement a été mesuré sur des semis âgés de 84, 112, 140 et 168 jours. Chaque échantillonnage comprenait l'ensemble des plants des traitements. La sévérité du gauchissement était évaluée selon 4 classes dont le paramètre était l'angle de la tige par rapport à la verticale, soit:

- classe 1: 0-15°
- classe 2: 15-45°
- classe 3: 45-90°
- classe 4: >90°

#### Traitement des données:

Les 4 traitements des deux espèces ont été répartis aléatoirement dans chacun des bassins hydroponiques et tous les échantillons ont été choisis aléatoirement. L'analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour voir l'effet des traitements pour chaque espèce et date d'échantillonnage. Les moyennes de chaque paramètre mesuré pour chaque espèce et date d'échantillonnage ont été comparées entre elles par le test de Fisher protégé (Fisher PLSD) à un niveau de signification de 5%. Tous les calculs ont été exécutés à l'aide du logiciel Statview 512<sup>TM</sup>.

#### Résultats

##### Efficacité du système hydroponique:

Le système hydroponique en circuit fermé s'est révélé très fiable pour contrôler le niveau d'oxygénation des racines. La figure 6 montre le relevé quotidien des concentrations en oxygène pour chaque traitement. Les traitements anaérobie et anaérobie- fluctuent passablement lors de certaines journées; cependant, ces fluctuations sont de courte durée (24 heures environ) et de peu d'importance si la durée totale de l'expérimentation est considérée.

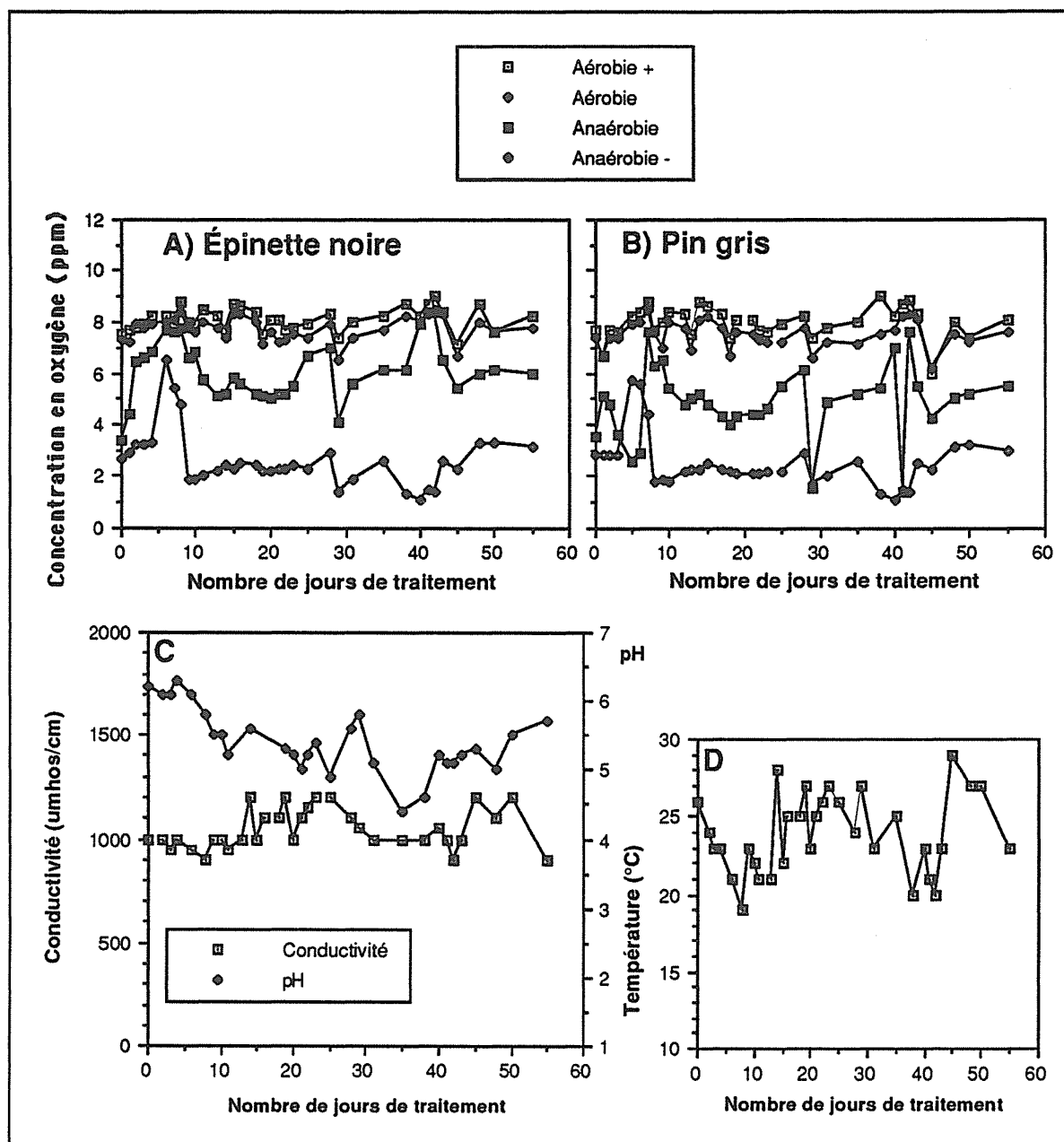


Figure 6: Les concentrations en oxygène dissout des quatre traitements pour l'épinette noire (A) et le pin gris (B), la conductivité électrique et le pH (C) de même que la température (D) de la solution nutritive alimentant les bassins de culture au cours de la période de traitement.

Les relevés de la concentration en oxygène des 2 traitements aérobie aérobie+ ne se différencie pas puisque l'oxymètre affiche une valeur maximale pour une solution saturée en oxygène. La concentration en oxygène du traitement aérobie + qui est sursaturé en oxygène est donc sous-estimée par ce type d'appareil. Le grand volume des bassins et le système de recirculation de la solution minérale minimisent l'accumulation des phytotoxines organiques et inorganiques associés le plus souvent aux expériences de détrempages des racines dans un sol. L'alimentation des bassins par deux réservoirs, l'un oxygéné et l'autre déoxygéné, permet de contrôler la concentration en oxygène au niveau des racines d'une condition aérobie jusqu'à une condition anaérobie et ce, sur une longue période de temps. Il est certain que le repiquage des semis occasionne un choc de transplantation. Cependant, ce système de culture peut être amélioré en cultivant préalablement les plants sur des cubes de laine de roche avec irrigation de type "marée haute- marée basse" ce qui éviterait de blesser les racines lors de la transplantation.

#### Vigueur et mortalité:

Après deux semaines, la mortalité variait de 2 à 10% sur le total des semis transplantés. Cependant, la taux de mortalité n'était pas proportionnel à la sévérité du traitement puisque le pourcentage le plus élevé se retrouvait dans le traitement Aérobie. Le choc de la transplantation en est la cause principale plutôt que la réduction de l'oxygène au niveau des racines. Après cette date, les semis d'épinette se sont adaptés à leur milieu de culture puisque les feuilles ne montraient aucun symptôme de carence minérale ou de chlorose. Par contre, les semis de pin s'adaptaient beaucoup moins bien aux deux traitements anaérobiques: l'extrémité des aiguilles devenait rouge et sèche et, dans certains cas, l'ensemble du feuillage était atteint.

Les conditions anaérobiques ont induit la production de lenticelles dans la régions du collet et des racines adventives "de surface", proches de l'interface liquide-air. Ces lenticelles formaient des intumescences de couleur crème de forme radiale de 1 à 3 mm de diamètre qui étaient constituées de tissus poudreux s'effritant sous les doigts.

Les plants de pin gris de tous les traitements ont entré spontanément en dormance. Par la suite, 3 à 4 bourgeons latéraux de l'apex ont allongé, mais le bourgeons principal est resté dormant. Kramer et Kozlowski (1979) utilisent le terme de tiges proleptiques pour décrire cet allongement anormal des bourgeons latéraux. Ce phénomène ne s'est pas produit chez l'épinette noire.

Les conditions anaérobique ont induit la mort d'un certain nombre de racines qui ont été remplacées ultérieurement par de courtes racines adventives se développant près de la surface. La perte de vigueur racinaire a été proportionnelle à la sévérité des conditions anaérobiques.

#### Croissance des semis:

La longueur de la tige a été mesurée périodiquement tout au long de la période des traitements (figure 7). Chez l'épinette noire, l'échantillonnage après 44 jours de traitement nous montre que l'inhibition de l'allongement de la tige est proportionnel à la sévérité du déficit en oxygène au niveau racinaire; les semis du traitement Aérobie+ sont significativement plus long que ceux du traitement Aérobie, qui sont tous les deux différents des 2 traitements anaérobiques. L'inhibition est visible après 2 semaines de traitement uniquement dans le cas du traitement le plus sévère; après 3 semaines, les tiges des 3 traitements les moins oxygénés sont significativement plus courtes que celles du traitement Aérobie+.

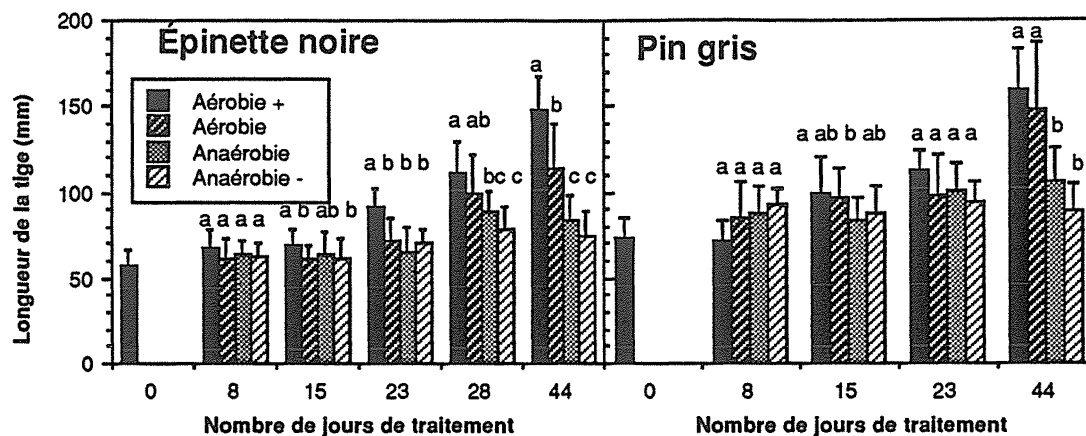


Figure 7: Allongement de la tige des semis d'épinette noire et de pin gris au cours des traitements. Moyenne + écart-type, n=10. Pour chaque date d'échantillonnage, les moyennes avec la même lettre ne sont pas significativement différentes à < 0.05.

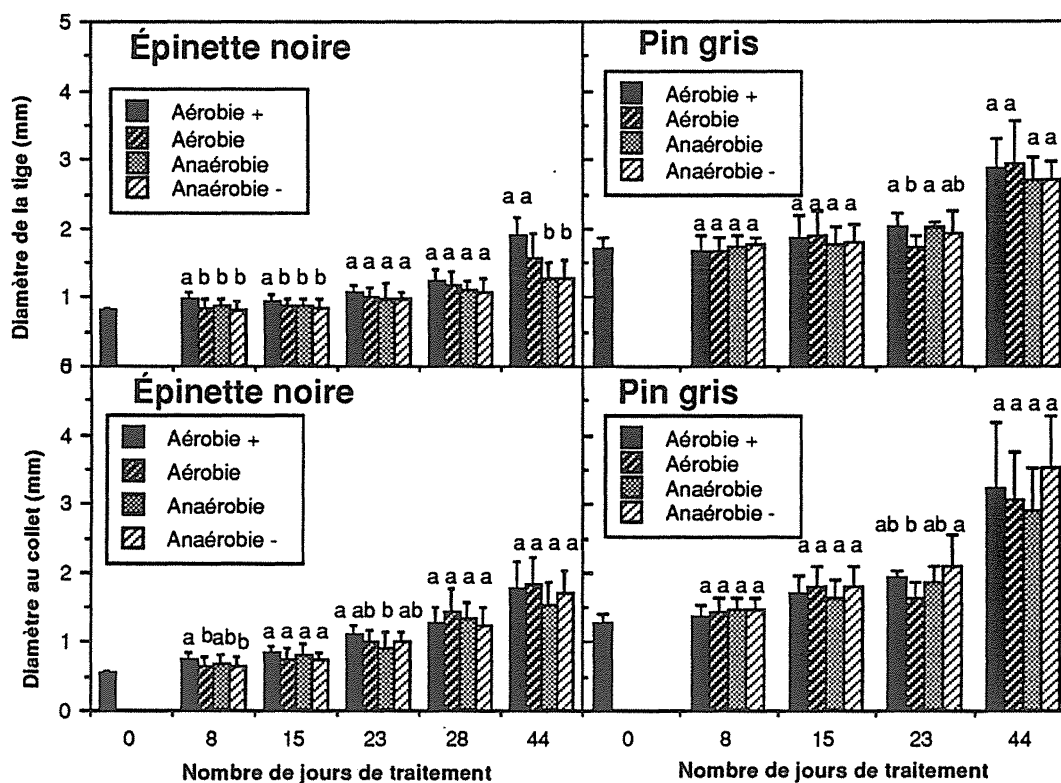


Figure 8: Diamètre au collet, diamètre de la tige (au dessus du premier noeud) des semis d'épinette noire et de pin gris mesurés au cours des traitements. Moyenne + écart-type, n=10.

Chez le pin gris, il n'y a pas de différence significative après 3 semaines de traitement puisque les plants ont entré spontanément en dormance. Par contre, l'échantillonnage au jour 44, soit après la reprise de croissance des rameaux "proleptiques", montre que les semis des 2 traitements aérobiques sont significativement plus long que ceux des traitements anaérobiques.

La croissance radiale des tiges d'épinette noire a elle aussi été inhibée par les traitements anaérobiques (figure 8). Par contre, le diamètre du collet n'est pas significativement différent pour les quatre traitements. Ce dernier point s'explique par l'hypertrophie du collet occasionné par les conditions anaérobiques. La croissance des semis de pin suit le même patron que l'épinette noire sauf pour la croissance radiale de la tige qui ne montre pas de différence significative.

L'évolution de la biomasse des semis d'épinette noire au cours des traitements est caractérisée par une augmentation par palier de la partie épicée, soit un arrêt de la croissance de la biomasse entre la deuxième et troisième semaine des traitements suivi par la suite d'une reprise pour les semis des trois traitements les plus oxygénés (figure 9). La biomasse épicée des semis des traitements oxygénés ne devient significativement différente de celle des semis des traitements de déoxygenation qu'après 44 jours de traitement. La croissance de la biomasse racinaire évolue différemment; la biomasse racinaire des semis du traitement Aérobie+ reste stable durant les 15 premiers jours tandis qu'elle diminue pour les trois autres traitements. Par la suite, la biomasse racinaire s'accroît dans tous les traitements mais, au jour 44, les semis d'épinette noire des 2 traitements les moins oxygénés ont une biomasse significativement plus faible que celle des semis des traitements oxygénés. La biomasse chez le pin gris suit à peu près le même patron sauf que la différence entre chaque traitement est moins marquée. L'évolution de la répartition relative de la biomasse entre la partie épicée et hypogée montre un patron très différent entre les deux espèces (figure 10). Le déficit en oxygène au niveau racinaire entraîne un déséquilibre très marqué du rapport de la biomasse de la tige par rapport à celle des racines dans le cas surtout de l'échantillonnage du jour 15. Par la suite, il se produit un rééquilibrage et les semis ont un rapport de biomasse similaire. Par contre, chez le pin gris le rapport de la biomasse aérienne sur la biomasse des racines reste très stable tout au long la période des traitements.

#### Mesures de l'éthylène, de l'ACC et du MACC:

Contrairement à l'hypothèse initiale, la production d'éthylène des tiges d'épinette noire et de pin gris est plus importante chez les semis cultivés en milieu aérobique que celle des semis cultivés en anaérobie (figure 11). On remarque une légère augmentation du taux d'éthylène aux jours 7 et 14 pour le traitement Aérobie+ dans le cas de l'épinette noire, et au jour 7 et 47 dans le cas du pin gris. Par contre, la diminution du taux d'oxygène dans l'eau stimule la production d'éthylène dans les racines tant chez l'épinette noire que chez le pin gris (figure 12). Dans le cas de la production d'éthylène par les racines, il serait plus juste de dire que cette mesure correspond en fait à la capacité du système enzymatique formant l'éthylène, le système EFE, de convertir l'ACC en éthylène puisque, au moment de ces mesures, les racines étaient incubées dans des vials en présence d'oxygène. Dans les faits, les racines ne produisent pas d'éthylène dans les conditions d'anaérobie puisque l'oxygène est un cofacteur essentiel à la conversion de l'ACC en éthylène. L'analyse de l'ACC libre et conjugué (figure 13) confirme le fait que le déficit en oxygène augmente la production d'ACC dans les racines. On remarque cependant qu'une forte proportion de l'ACC mesuré après 45 jours de traitement est sous forme conjuguée (MACC); chez l'épinette noire la mesure d'ACC total est inversement proportionnelle à la concentration en oxygène dissous dans la solution nutritive. Pour le pin gris, cette relation est moins évidente puisque les teneurs les plus élevées en ACC total correspondent aux traitements les plus extrêmes.

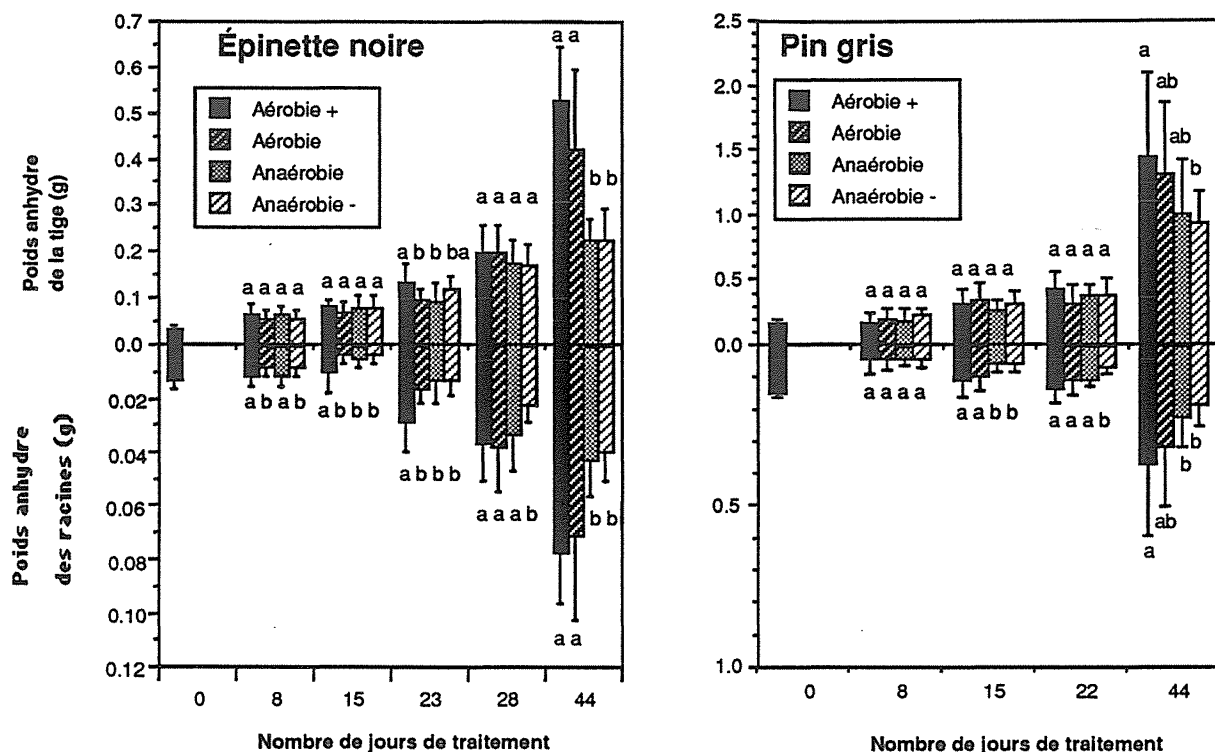


Figure 9: Évolution des biomasses de la tige et des racines des semis d'épinette noire et de pin gris au cours de la période des traitements. Moyenne + écart-type, n=10.

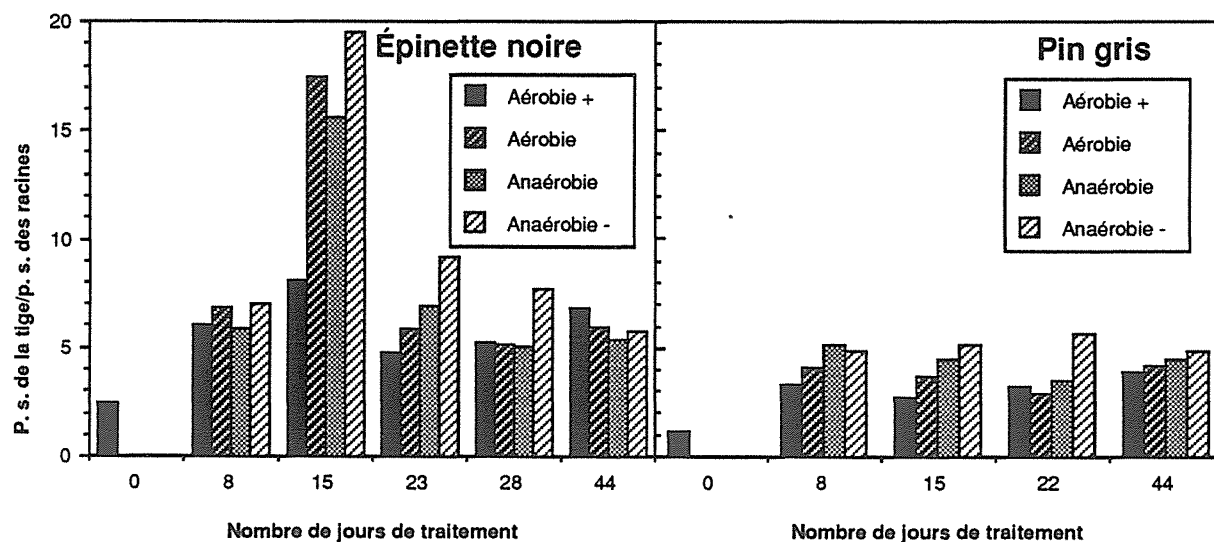


Figure 10: Évolution du rapport de la masse anhydre de la tige sur celle des racines des semis d'épinette noire et de pin gris au cours des traitements. Chaque échantillon comprend 10 plants.



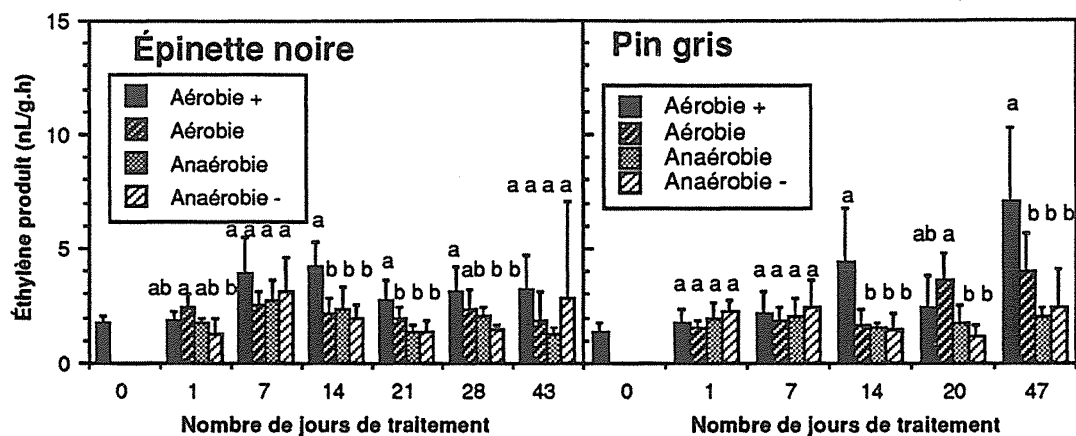


Figure 11: Mesures de la production d'éthylène par les tiges des semis d'épinette noire et de pin gris au cours des traitements. Moyenne + écart-type, n=5.

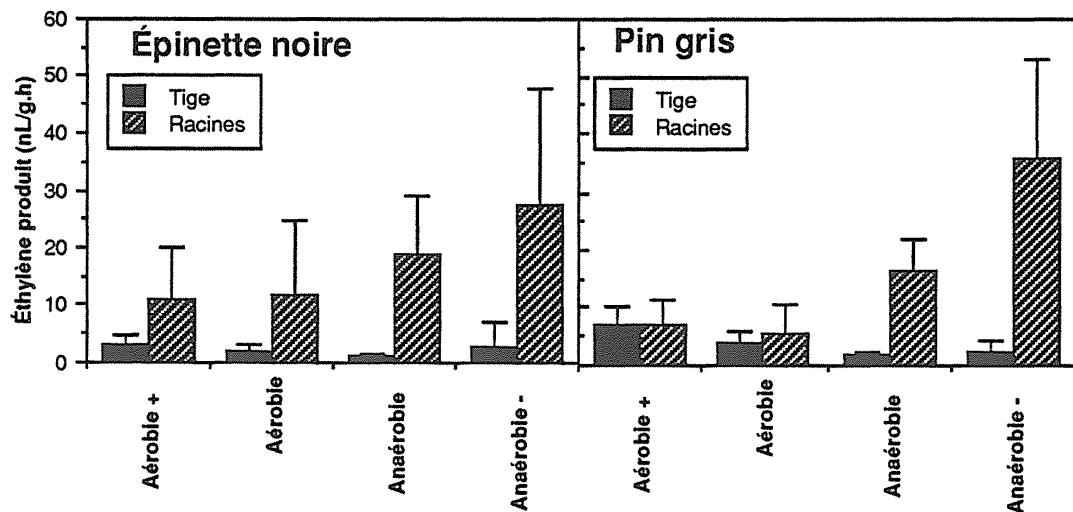


Figure 12: Comparaison entre le taux de production d'éthylène de la tige et le potentiel de production d'éthylène des racines des semis d'épinette noire et de pin gris après 43 jours de traitement. Moyenne + écart-type, n=5.

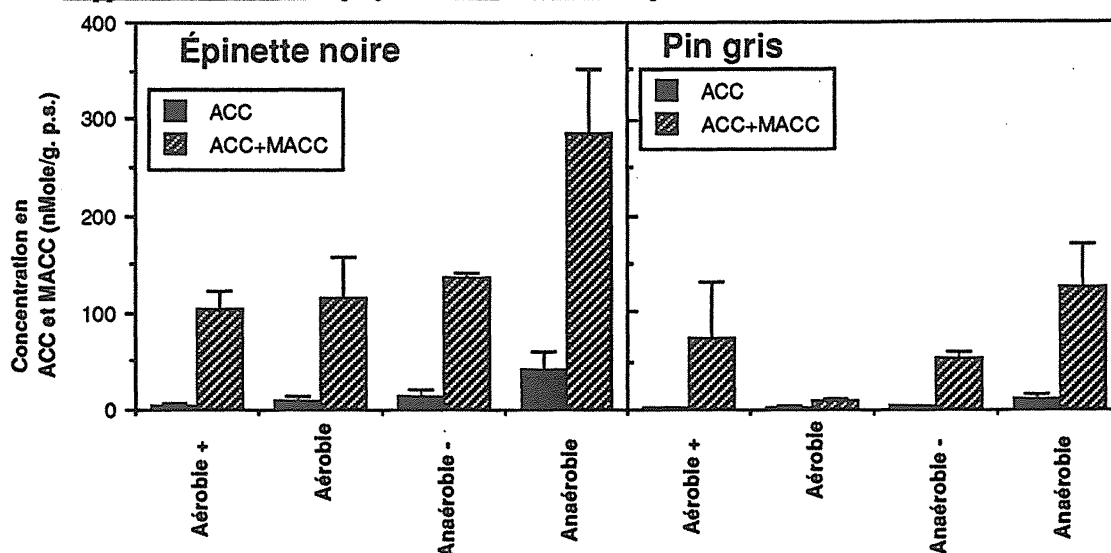


Figure 13: Concentration en ACC et ACC+MACC dans les racines de semis d'épinette noire et de pin gris après 45 jours de traitement. Moyenne + écart-type, n=3-5.

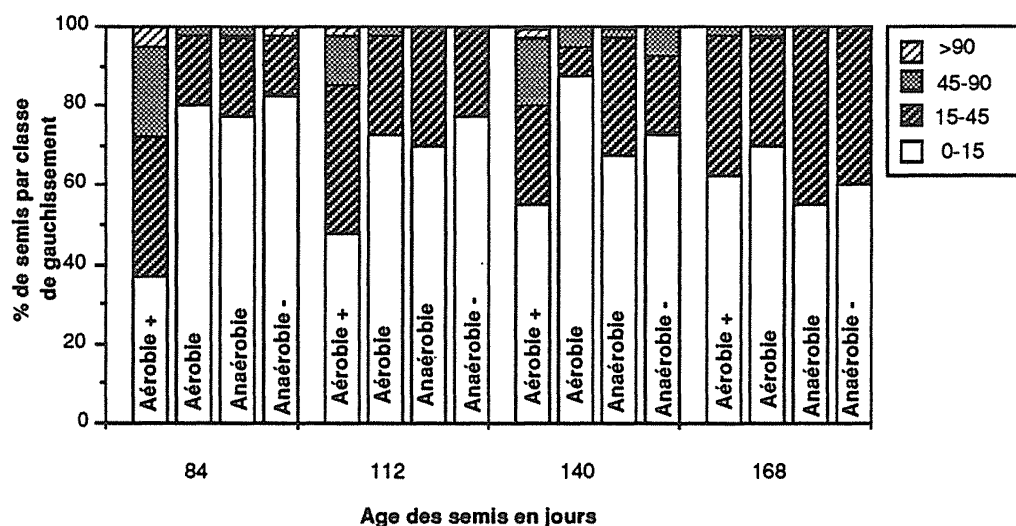


Figure 14: Pourcentage de semis par classe de gauchissement, expérience automne 1990.

#### Gauchissement:

Les taux de gauchissement mesurés dans l'expérience d'oxygénation racinaire de l'automne 1990 apparaissent à la figure 14. Le pourcentage de plants gauchis dans le traitement Aérobie+ est nettement plus important, tant par le nombre que par la sévérité, lors des échantillonnages des jours 84, 112 et 140; par contre, le pourcentage de plants gauchis est à peu près similaire dans les 4 traitements à la fin de l'expérience, indiquant ainsi un redressement plus important des semis sous traitements oxygénés.

### Histologie:

L'étude histologique des semis d'épinettes noires en fonction des différents traitements d'oxygénation des racines a permis de constater certaines différences qui sont surtout évidentes entre les traitements extrêmes. En effet, les semis du traitement aérobique élevé montrent un plus grand nombre de lenticelles, surtout au niveau des racines (figure 15a). De fait, cette observation se fait sur presque la moitié des plants, tandis que chez ceux à fort traitement anaérobique, ce phénomène est quasi inexistant.

Une plus grande proportion d'espaces intercellulaires est également observée chez les semis d'épinettes noires à traitement anaérobique accentué. Cette différence dans le nombre des espaces intercellulaires est marquée surtout dans la zone du cortex des racines pivotantes et terminale, ainsi que dans la section située à la base de la tige. Elle est un peu plus modérée dans le cas de la tige section milieu. Pour ce qui est de l'hypocotyle, il n'y a pas vraiment de différences entre les traitements extrêmes, les espaces intercellulaires étant nombreux dans les deux cas.

Une autre différence entre les traitements extrêmes concerne les mesures de diamètre. En effet, une forte oxygénation entraîne une augmentation de la croissance en diamètre des semis. Ces mesures de diamètre sont significativement différentes pour le cas de la racine terminale et des sections milieu et bas de la tige (tableaux 9, 10, 12). Ce résultat provient surtout de l'accroissement du xylème. Effectivement, les données de dimension des rayons du xylème et du nombre de trachéides sont significativement plus petites dans le cas du traitement anaérobique et ce, à presque toutes les hauteurs du plant (tableaux 8, 9, 10).

De plus, cette réduction du xylème, causée fort possiblement par un phénomène quelconque de compression, fait prendre une apparence plutôt arrondie pour certaines de ses trachéides. Pour ce qui est de l'épaisseur de l'écorce, c'est seulement en faisant le rapport de la mesure du rayon du xylème, sur celle de l'épaisseur de l'écorce que l'on peut y voir une différence, puisque la croissance est réduite chez les semis à fort traitement anaérobique. Effectivement, ce rapport est plus faible chez les plants placés en aérobie, confirmant alors un accroissement de l'épaisseur de l'écorce pour les semis soumis à un fort traitement anaérobique. Cependant, cette distinction au niveau de l'épaisseur de l'écorce est significative seulement dans le cas de l'hypocotyle et de la racine terminale (tableaux 8, 12).

De plus, on note une distinction dans l'arrangement cellulaire du phloème chez les semis soumis à un traitement anaérobique élevé. En effet, il s'y produit une sorte de prolifération des cellules de parenchyme, ce qui accroît alors la zone du phloème, tandis que celle du cortex s'en trouve donc diminuée (figure 16). Ce phénomène s'observe sur toutes les sections de la tige, ce qui pourrait expliquer le fait que le ratio épaisseur du xylème / épaisseur de l'écorce soit inférieur chez les semis placés en forte anaérobie.

Une autre différence existe au niveau du nombre de canaux résinifères du xylème. Ceux-ci sont beaucoup plus nombreux chez les semis à traitement aérobique élevé (figure 16a). Cette distinction est significative surtout au niveau de l'hypocotyle (tableau 11). Pour les autres parties du plant, le trop faible nombre de canaux résinifères mesurés ne permet pas de mettre en évidence des différences significatives.

Enfin, une autre différence est visible dans la zone du cambium. Chez les semis placés en aérobie élevée, cette zone semble légèrement s'accroître (figure 17a). Cependant, comme les parois des cellules de cette zone semblent plutôt minces et fragiles, un genre de détachement cellulaire y est fréquemment observé et ce, uniquement au niveau de l'hypocotyle et du bas de la tige (figure 18a).

Tableau 8: Différentiation cellulaire de l'hypocotyle des semis d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

| Traitements | Diamètre<br>(mm)       | Rayon du<br>xylème<br>(mm) | Épaisseur<br>de l'écorce<br>(mm) | Nombre de<br>trachéides | Ratio<br>xylème/<br>écorce |
|-------------|------------------------|----------------------------|----------------------------------|-------------------------|----------------------------|
| Aérobic +   | 2.94±0.77 <sup>a</sup> | 1.02±.62 <sup>a</sup>      | 0.45±.08 <sup>a</sup>            | 69±16 <sup>a</sup>      | 2.24±.31 <sup>a</sup>      |
| Aérobic     | 3.0±0.38 <sup>a</sup>  | 0.99±.30 <sup>a</sup>      | 0.51±.04 <sup>a</sup>            | 71±10 <sup>a</sup>      | 1.93±.17 <sup>a</sup>      |
| Anaérobic   | 2.73±0.29 <sup>a</sup> | 0.93±.26 <sup>a</sup>      | 0.43±.06 <sup>a</sup>            | 61± 5 <sup>a</sup>      | 2.17±.40 <sup>a</sup>      |
| Anaérobic - | 2.13±0.38 <sup>a</sup> | 0.60±.20 <sup>b</sup>      | 0.46±.10 <sup>a</sup>            | 45± 6 <sup>b</sup>      | 1.31±.12 <sup>b</sup>      |
| P (ANOVA)   | 0.20                   | 0.09                       | 0.58                             | 0.05                    | 0.01                       |

Les valeurs suivies d'une lettre différente sont significativement différent à un niveau de 5% par le test des moyenne de Fisher.

Tableau 9: Différentiation cellulaire du bas de la tige des semis d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

| Traitements | Diamètre<br>(mm)       | Rayon du<br>xylème<br>(mm) | Épaisseur<br>de l'écorce<br>(mm) | Nombre de<br>trachéides | Ratio<br>xylème/<br>écorce |
|-------------|------------------------|----------------------------|----------------------------------|-------------------------|----------------------------|
| Aérobic +   | 2.35±.38 <sup>a</sup>  | 0.78±.15 <sup>a</sup>      | 0.39±.05 <sup>a</sup>            | 49±7 <sup>a</sup>       | 2.00±.20 <sup>a</sup>      |
| Aérobic     | 2.58±.47 <sup>a</sup>  | 0.85±.20 <sup>a</sup>      | 0.44±.04 <sup>a</sup>            | 51±4 <sup>a</sup>       | 1.90±.33 <sup>ab</sup>     |
| Anaérobic   | 2.03±.16 <sup>ab</sup> | 0.63±.02 <sup>ab</sup>     | 0.39±.08 <sup>a</sup>            | 45±4 <sup>a</sup>       | 1.68±.43 <sup>ab</sup>     |
| Anaérobic - | 1.51±.26 <sup>b</sup>  | 0.42±.06 <sup>b</sup>      | 0.33±.09 <sup>a</sup>            | 33±6 <sup>b</sup>       | 1.33±.35 <sup>b</sup>      |
| P (ANOVA)   | .02                    | .02                        | .32                              | .01                     | .15                        |

Les valeurs suivies d'une lettre différente sont significativement différent à un niveau de 5% par le test des moyenne de Fisher.

Tableau 10: Différentiation cellulaire au milieu de la tige des semis d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

| Traitements | Diamètre<br>(mm)      | Rayon du<br>xylème<br>(mm) | Épaisseur<br>de l'écorce<br>(mm) | Nombre de<br>trachéides | Ratio<br>xylème/<br>écorce |
|-------------|-----------------------|----------------------------|----------------------------------|-------------------------|----------------------------|
| Aérobic +   | 1.67±.19 <sup>a</sup> | 0.52±.07 <sup>a</sup>      | 0.31±.03 <sup>a</sup>            | 26±4 <sup>a</sup>       | 1.67±.13 <sup>a</sup>      |
| Aérobic     | 1.77±.23 <sup>a</sup> | 0.52±.11 <sup>a</sup>      | 0.37±.06 <sup>a</sup>            | 26±4 <sup>a</sup>       | 1.45±.45 <sup>ab</sup>     |
| Anaérobic   | 1.71±.11 <sup>a</sup> | 0.51±.05 <sup>a</sup>      | 0.35±.05 <sup>a</sup>            | 25±3 <sup>ab</sup>      | 1.48±.26 <sup>ab</sup>     |
| Anaérobic - | 1.15±.08 <sup>b</sup> | 0.29±.06 <sup>b</sup>      | 0.29±.03 <sup>a</sup>            | 18±5 <sup>b</sup>       | 1.03±.31 <sup>b</sup>      |
| P (ANOVA)   | .006                  | .01                        | .18                              | .09                     | .16                        |

Les valeurs suivies d'une lettre différente sont significativement différent à un niveau de 5% par le test des moyenne de Fisher.

Tableau 11: Nombre de canaux résinifères et densité moyenne /mm<sup>2</sup> de surface de xylème à différents niveaux des tiges d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

| Traitements | Tissu                 |                       |                      |                      |                    |                  |
|-------------|-----------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|--------------------|------------------|
|             | Hypocotyle            |                       | Bas de la tige       |                      | Milieu de la tige  |                  |
|             | Nombre                | Densité               | Nombre               | Densité              | Nombre             | Densité          |
| Aérobic +   | 11±3.6 <sup>a</sup>   | 3.7±1.5 <sup>a</sup>  | 1±1.7 <sup>a</sup>   | 0.4±.7 <sup>a</sup>  | .3±.6 <sup>a</sup> | 0.5 <sup>a</sup> |
| Aérobic     | 4.3±4.5 <sup>b</sup>  | 1.8±2.1 <sup>ab</sup> | 0.3±.6 <sup>a</sup>  | 0.2±.3 <sup>a</sup>  | 0 <sup>a</sup>     | 0 <sup>a</sup>   |
| Anaérobic   | 5.6±4.0 <sup>ab</sup> | 2.1±1.6 <sup>ab</sup> | 1.3±1.5 <sup>a</sup> | 1.1±1.2 <sup>a</sup> | 0 <sup>a</sup>     | 0 <sup>a</sup>   |
| Anaérobic - | .3±.6 <sup>b</sup>    | 0.2±0.4 <sup>b</sup>  | 0 <sup>a</sup>       | 0 <sup>a</sup>       | 0 <sup>a</sup>     | 0 <sup>a</sup>   |
| P (ANOVA)   | .04                   | .13                   | .54                  | .32                  | .44                | .44              |

Les valeurs suivies d'une lettre différente sont significativement différent à un niveau de 5% par le test des moyenne de Fisher.

Tableau 12: Différentiation cellulaire des semis d'épinette noire au niveau de la racine terminale en fonction de l'oxygénation racinaire.

| Traitements | Diamètre<br>(mm)      | Rayon du<br>xylème<br>(mm) | Épaisseur<br>de l'écorce<br>(mm) | Nombre de<br>trachéides | Ratio<br>xylème/<br>écorce |
|-------------|-----------------------|----------------------------|----------------------------------|-------------------------|----------------------------|
| Aérobic +   | 0.59±.06 <sup>a</sup> | 0.12±.01 <sup>a</sup>      | 0.18±.02 <sup>a</sup>            | 8±1 <sup>a</sup>        | 0.65±.002 <sup>a</sup>     |
| Aérobic     | 0.59±.01 <sup>a</sup> | 0.07±.02 <sup>b</sup>      | 0.23±.02 <sup>b</sup>            | 7±1 <sup>a</sup>        | 0.30±.09 <sup>b</sup>      |
| Anaérobic   | 0.59±.02 <sup>a</sup> | 0.07±.02 <sup>b</sup>      | 0.22±.02 <sup>b</sup>            | 6±1 <sup>b</sup>        | 0.33±.10 <sup>b</sup>      |
| Anaérobic - | 0.42±.1 <sup>b</sup>  | 0.06±.03 <sup>b</sup>      | 0.15±.03 <sup>a</sup>            | 5±1 <sup>b</sup>        | 0.39±.14 <sup>b</sup>      |
| P (ANOVA)   | .02                   | .02                        | .005                             | .02                     | .09                        |

Les valeurs suivies d'une lettre différente sont significativement différent à un niveau de 5% par le test des moyenne de Fisher.

Tableau 13: Différentiation cellulaire des semis d'épinette noire au niveau de la racine pivotante en fonction de l'oxygénation racinaire.

| Traitements | Diamètre<br>(mm)      | Rayon du<br>xylème<br>(mm) | Épaisseur<br>de l'écorce<br>(mm) | Nombre de<br>trachéides | Ratio<br>xylème/<br>écorce |
|-------------|-----------------------|----------------------------|----------------------------------|-------------------------|----------------------------|
| Aérobic +   | 1.64±.27 <sup>a</sup> | 0.57±.12 <sup>a</sup>      | 0.25±.04 <sup>a</sup>            | 36±6 <sup>a</sup>       | 2.4±.6 <sup>a</sup>        |
| Aérobic     | 1.51±.26 <sup>a</sup> | 0.51±.14 <sup>a</sup>      | 0.25±.04 <sup>a</sup>            | 35±9 <sup>a</sup>       | 2.2±.8 <sup>a</sup>        |
| Anaérobic   | 1.51±.39 <sup>a</sup> | 0.52±.18 <sup>a</sup>      | 0.23±.03 <sup>a</sup>            | 33±6 <sup>a</sup>       | 2.2±.7 <sup>a</sup>        |
| Anaérobic - | 1.25±.06 <sup>a</sup> | 0.40±.05 <sup>a</sup>      | 0.22±.02 <sup>a</sup>            | 25±2 <sup>a</sup>       | 1.8±.4 <sup>a</sup>        |
| P (ANOVA)   | .41                   | .48                        | .81                              | .20                     | .75                        |

Les valeurs suivies d'une lettre différente sont significativement différent à un niveau de 5% par le test des moyenne de Fisher.

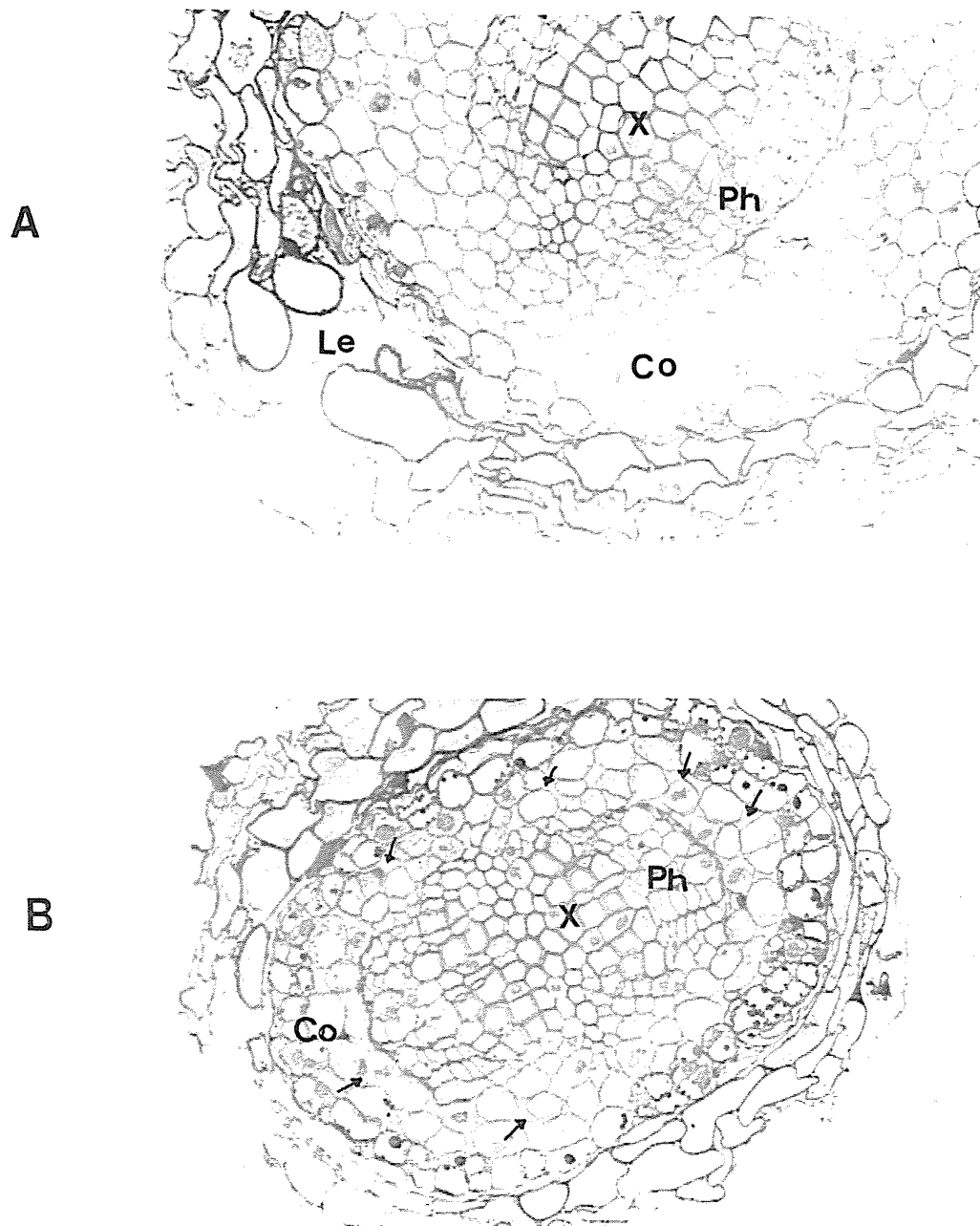


Figure 15: Effet de l'oxygénation racinaire sur la formation des lenticelles et sur la prolifération des espaces intercellulaires (flèche) de semis d'épinette noire, section racine terminale. A) traitement aérobique; B) traitement anaérobique. Co: cortex; Le: lenticelle; Ph: phloème; X: xylème (x536).

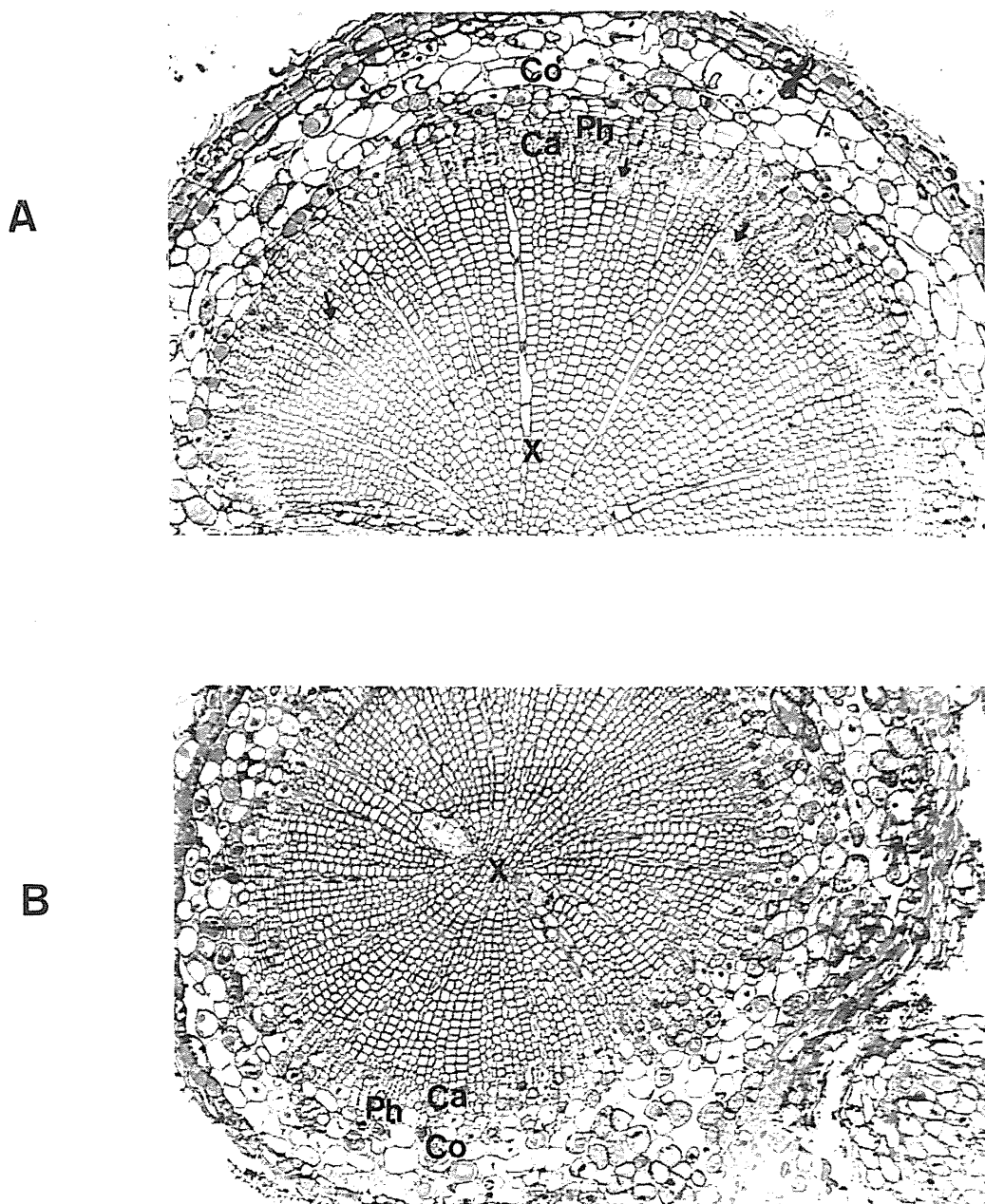


Figure 16: Effet de l'oxygénation racinaire sur la prolifération des cellules de parenchyme du phloème et sur le nombre de canaux résinifères (flèche) de l'épinette noire, section racine pivotante. A) traitement aérobique; B) traitement anaérobique. Ca: cambium; Co: cortex; Ph: phloème; X: xylème (x162).

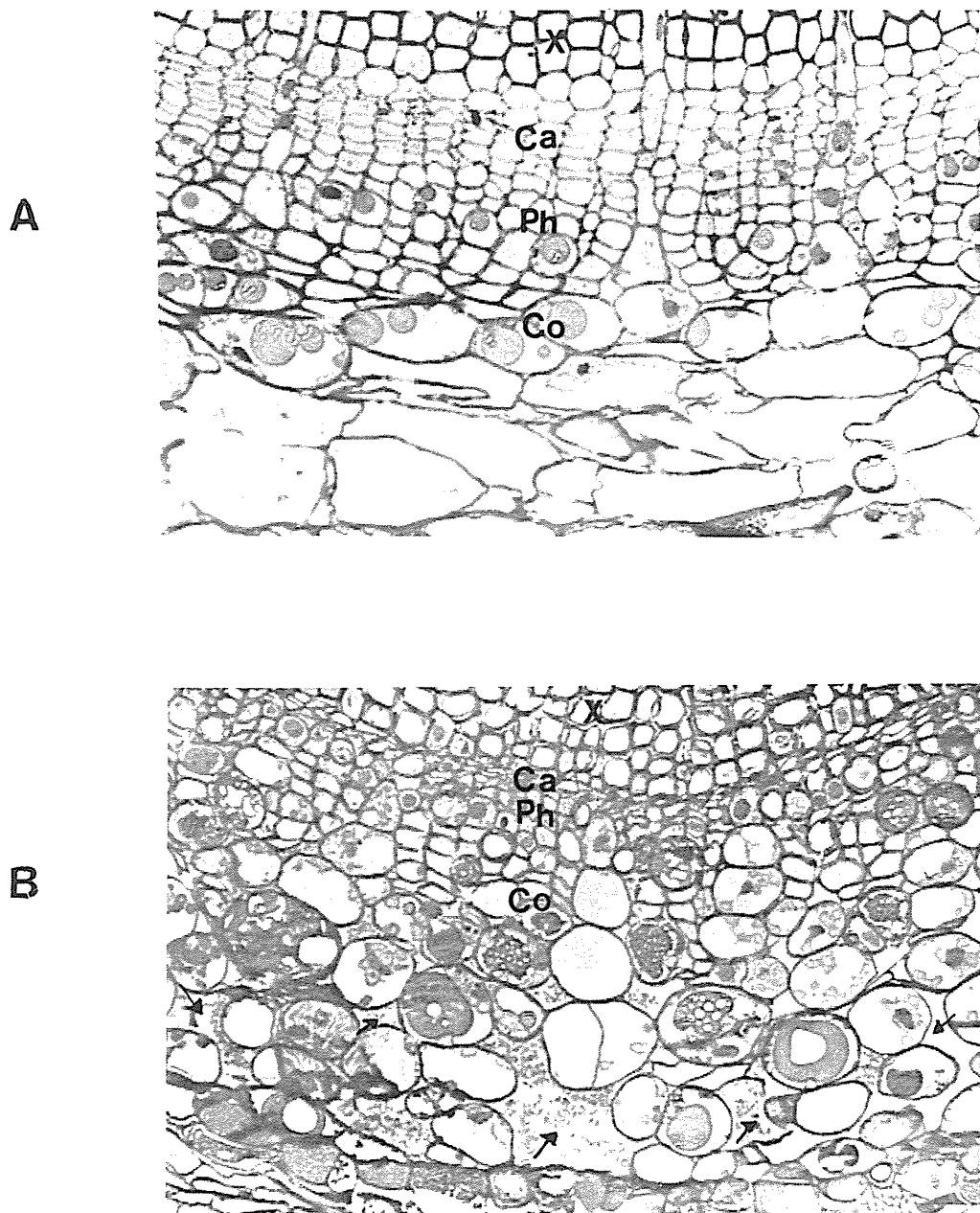


Figure 17: Effet de l'oxygénation racinaire sur la différenciation cellulaire du cambium de l'épinette noire, section racine pivotante. La flèche indique des espaces intercellulaires. A) traitement aérobique; B) traitement anaérobique.  
 Ca: cambium; Co: cortex; Ph: phloème; X: xylème (x536).



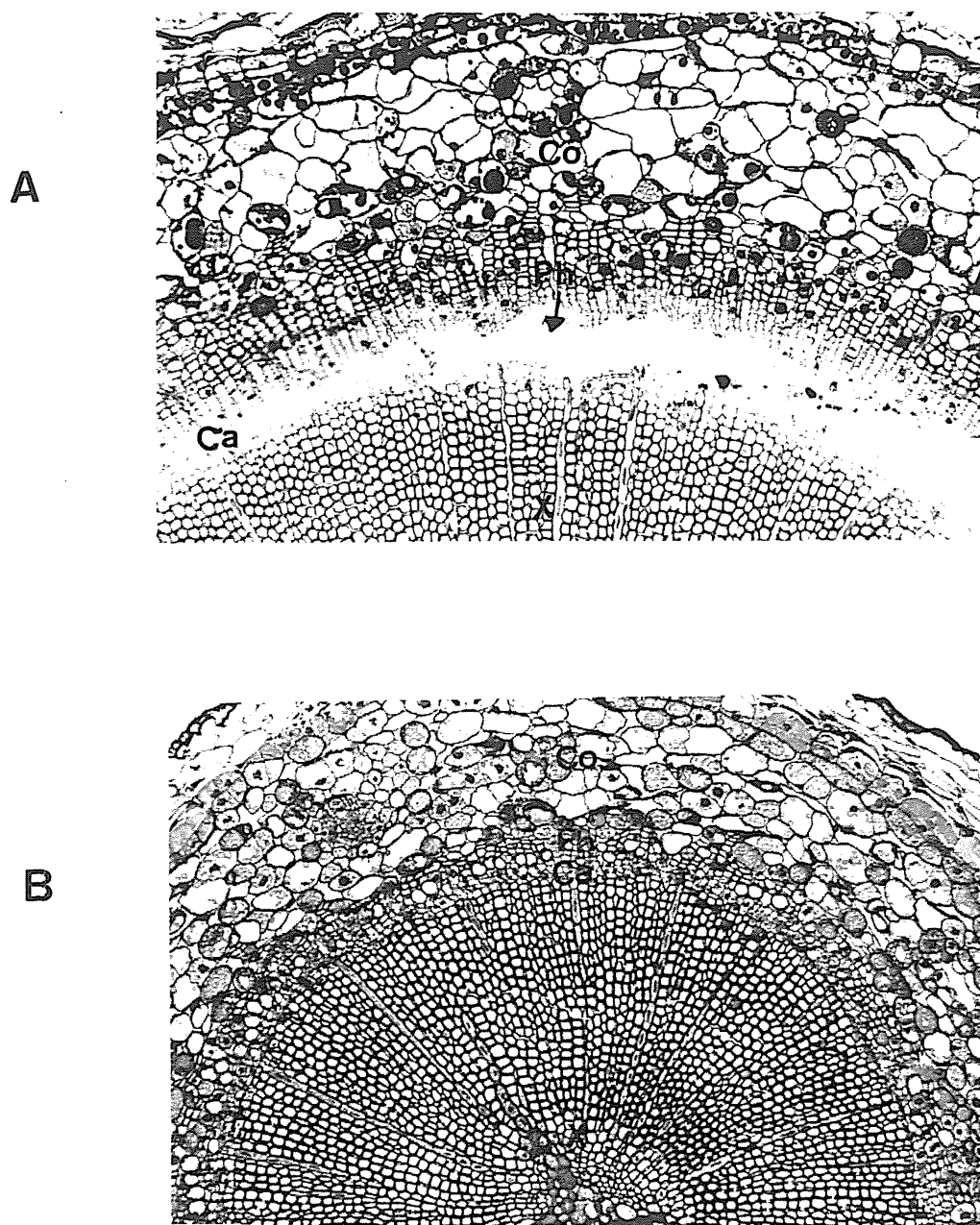


Figure 18: Effet de l'oxygénation racinaire sur le détachement cellulaire du cambium (flèche) de l'épinette noire, section bas de la tige. A) traitement aérobique; B) traitement anaérobique.  
Ca: cambium; Co: cortex; Ph: phloème; X: xylème (x210).

## Discussion

L'analyse des paramètres de croissance montre que tous les traitements qui ne sont pas sur-oxygénés (Aérobic+) induisent une inhibition de la croissance des semis tant chez l'épinette noire que le pin gris. En fait, il n'y a pas de seuil de tolérance à un déficit en oxygène au niveau racinaire contrairement à l'étude de Zincan *et al.* (1974) où les mesures de croissance, de vitalité et de concentrations en minéraux des aiguilles indiquent que les niveaux de 4.5, 5.4 et 7.5 ppm O<sub>2</sub> (60, 72 et 100% de saturation) produisent une aération optimale des racines des semis d'épinette noire et de pin gris cultivés en hydroponie. Nous observons au contraire une diminution de croissance parallèlement à la diminution de la concentration en oxygène disponible au système racinaire. L'anaérobiose a un impact le plus sévère dans le cas de la croissance racinaire.

Le développement de lenticelles et de racines adventives au niveau du collet permet aux semis d'épinette noire et de pin gris de s'adapter aux conditions d'hypoxie, en permettant le passage de l'air de l'atmosphère aux racines via les lenticelles qui se développent sur l'hypocotyle. Si ces deux espèces produisent ces structures, l'épinette noire s'adapte beaucoup mieux que le pin gris aux conditions stressantes de par sa capacité plus élevée de produire des racines adventives tout en maintenant une croissance active de la partie épigée. Chez le pin gris, l'arrêt de la croissance de la tige permet de maintenir un équilibre entre les besoins physiologiques de la partie épigée et du système racinaire. Cependant, le développement de racines adventives est souvent trop lent et le déséquilibre entre l'absorption de l'eau et la transpiration cause l'assèchement des aiguilles et éventuellement la mort du plant.

A l'opposé des résultats attendus, le taux de production d'éthylène dans la tige est plus grand chez les semis en milieu aéré. Cependant, la capacité de conversion de l'ACC en éthylène et la concentration en ACC est plus élevée chez les plants cultivés en anaérobiose. Trois hypothèses pourraient expliquer ce fait:

1- L'ACC transloqué des racines à la tige est immédiatement transformé en éthylène au niveau du collet; ainsi, lorsque la production d'éthylène est pondérée sur l'ensemble de la tige, on ne remarque pas de différence significative entre les traitements. Les résultats de Yamamoto *et al.* (1987) montrent que la quantité d'éthylène produite chez les semis de *Pinus halepensis* cultivés sur un sol détrempé diminue du bas vers le haut de la tige. Lorsque la production d'éthylène est mesurée sur la tige entière, la production d'éthylène augmente significativement 15 jours seulement après le début de l'inondation du sol, pour diminuer par la suite.

2- La biomasse racinaire des semis sous traitements anaérobiques est beaucoup plus faible comparativement aux semis des traitements aérobiques. Ainsi, la quantité totale d'ACC qui peut être transloquée des racines vers la tige ne serait pas différente d'un traitement à l'autre, ou très peu.

3- Enfin, les mesures d'ACC nous montrent que la forme conjugué est beaucoup plus importante que la forme libre. Ainsi, la malonylation de l'ACC au niveau des racines serait un processus de régulation qui contrôlerait efficacement par rétroaction la production d'ACC.

Afin de clarifier les hypothèses énoncées plus haut, une deuxième expérience a été réalisée à l'automne 1990. Le même dispositif a été employé mais seule l'épinette noire a été étudiée dans ce cas-là. Les traitements ont débuté le 24 novembre 1990 pour se poursuivre jusqu'au début de mars 1991. Un échantillonnage régulier a permis de suivre la croissance en fonction des divers traitements et d'étudier le métabolisme de régulation de l'éthylène en particulier, la voie métabolique de la malonylation de l'ACC. Les résultats des analyses biochimiques ne sont malheureusement pas encore disponibles.

L'étude histologique de l'épinette noire (celle sur le pin gris n'est pas finalisée à l'heure actuelle) nous montre que l'anaérobiose racinaire induit le développement d'espaces intercellulaires au niveau du cortex. Cependant, ces structures sont localisées uniquement sur l'hypocotyle et les racines principales. Le gonflement des cellules du cortex, le développement de lenticelles hypertrophiées et la formation d'espaces intercellulaires appelés aussi aérénchymes sont associés à une augmentation de la production d'éthylène lors de l'aérobiose des racines chez *Salix fragilis* (Kawase et Whitmoyer, 1980), *Helianthus annuus*, *Lycopersicon esculentum* et *Phaseolus vulgaris* (Kawase, 1981), *Pinus serotina* et *Pinus taeda* (Topa et McLeod, 1986), *Pinus halepensis* (Yamamoto *et al.*, 1987) et *Pinus serotina* (Topa et McLeod, 1988).

Contrairement à notre hypothèse de départ, le taux de gauchissement est plus élevé pour les semis des traitements les plus aérés. Par contre, les plants cultivés dans ces conditions ont une plus grande capacité de redressement après avoir gauchis puisque le taux de gauchissement à la fin de l'expérience est assez semblable d'un traitement à l'autre.

En somme, les résultats indiquent que l'anaérobiose racinaire induit bien une augmentation de la production d'ACC dans les racines. L'ACC est transloqué via le flux du xylème vers l'hypocotyle où, en condition aérobique, il est transformé en éthylène. L'éthylène agit sur les cellules du cortex pour induire la formation de lenticelles hypertrophiées et d'espace intercellulaires qui permettent le libre passage de l'air de l'atmosphère aux racines. La capacité de production d'éthylène de la tige, en tant que réponse à l'inondation, diminue progressivement en fonction de la hauteur. L'éthylène ne serait donc pas un agent direct du gauchissement puisque les semis d'épinette noire ont le plus haut taux de gauchissement dans les conditions d'oxygénation racinaire optimale. Par contre, les conditions d'hypoxie racinaire diminuent la capacité de redressement de la tige.

## BIBLIOGRAPHIE:

- Bissonnette, J. 1987. Influence des combinaisons d'arrosage sur le gauchissement de la tige de l'épinette noire *Picea mariana*. Rapport d'initiation à la recherche, Module de Biologie, UQAC. 21 p.
- Epstein, E. 1972. Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives. John Wiley and Sons, Inc. New York. 412 p.
- Feder, F., O'Brien, T. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. Am. J. Bot. 55: 123-142.
- Firn, R.D. 1986. Phototropism, pp. 369-389. Dans Photomorphogenesis in plants, ed. R.E. Kendrick, G.H.M. Kronenberg. Martinus Nijhoff Publ., Boston. 580 p.
- Jackson, M.B. 1985. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. Ann. Rev. Plant Physiol. 36: 145-174.
- Kawase, M., Whitmoyer, R.E. 1980. Aerenchyma development in waterlogged plants. Amer. J. Bot. 67: 18-22.
- Kawase, M. 1981. Effect of ethylene on aerenchyma development. Amer. J. Bot. 68: 651-658.

- Kramer, P.J., Kozlowski, T.T. 1979. Physiology of Woody Plants. Acad. Press, Orlando. 811 p.
- Lizada, M.C.C., Yang, S.F. 1979. A simple method for 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. Anal. Biochem. 100: 140-145.
- Lord, D., Allaire, J., Gagnon, D. 1990. Caractérisation physique du gauchissement de la tige de l'épinette noire en fonction de l'intensité lumineuse et de la fertilisation azotée. Ann. ACFAS, 58: 313.
- Lord, D., Morissette, S. 1990. Utilisation de régulateurs de croissance pour obtenir des plants forestiers mieux équilibrés. Rapport d'étape d'un projet CNRC-Coopérative forestière de Laterrière-St-Honoré, septembre 1990.
- Mansour, R., Latché, A., Vaillant, V., Pech, J.-C., Reid, M.S. 1986. Metabolism of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid in ripening apple fruits. Physiol. Plant. 66: 495-502.
- Margolis, H.A., Lord, D. 1990. Spiralisation of the stem of containerized black spruce seedlings. P. 107-118 In Proc. of the Northeastern State, Federal and Provincial Nurserymen's Conference. Montréal, juillet 1990.
- Parent, J.F. 1991. Contrôle, par l'ajout de régulateurs, de la croissance en hauteur et en diamètre et de la mise en dormance de plants forestiers (*Picea mariana*) cultivés en récipients sous tunnels. Rapport final du Projet R-83217, Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec.
- Ross, S.D., Pharis, R.P., Binder, W.D. 1983. Growth regulators and conifers: their physiology and potential uses in forestry; 35-78. In: Plant Growth Regulating Chemicals Vol. II, L.G. Nickell Ed. CRC Press, Boca Raton Florida. 256 pp.
- Spikman, G. 1987. Ethylene production, ACC and MACC content of freesia buds and florets. Scientia Hortic. 33: 291-297.
- Tang, Z.C., Kozlowski, T.T. 1982. Physiological, morphological, and growth responses of *Platanus occidentalis* seedlings to flooding. Plant and Soil 66: 243-255.
- Tang, Z.C., Kozlowski, T.T. 1983. Responses of *Pinus banksiana* and *Pinus resinosa* seedling to flooding. Can. J. For. Res. 13: 633-639.
- Topa, M.A., McLeod, K.W. 1986. Responses of *Pinus clausa*, *Pinus serotina*, and *Pinus taeda* seedlings to anaerobic solution culture. I. Changes in growth and root morphology. Physiol. Plant. 68: 523-531.
- Topa, M.A., McLeod, K.W. 1988. Promotion of aerenchyma formation in *Pinus serotina* seedlings by ethylene. Can. J. For. Res. 18: 276-280.
- Walsh, D., Lord, D. 1990. Influence de l'éthylène sur le gauchissement de la tige et la croissance de semis d'épinette noire cultivés en récipients. Ann. ACFAS, 58: 316.
- Weston, G.D., Carlson, L.W., Wambold, E.C. 1980. The effect of growth retardants and inhibitors on container-growth *Pinus contorta* and *Picea glauca*. Can. J. For. Res. 10: 510-516.

Yamamoto, F., Kozlowski, T.T., Wolter, K.E. 1987. Effect of flooding on growth, stem anatomy, and ethylene production of *Pinus halepensis* seedlings. Can. J. For. Res. 17: 69-79.

Zincan, C.G., Jeglum, J.K., Harvey, D.E. 1974. Oxygen in water culture influences growth and nutrient uptake of jack pine, black spruce and white spruce seedlings. Can. J. Plant Sci. 54: 553-558.

  
DANIEL LORD

15 juin 1991